

**ESTRÉS ABIÓTICO EN MAÍZ: EFECTOS SOBRE LA
VARIABILIDAD POBLACIONAL DEL CRECIMIENTO DE LAS
PLANTAS, LA PARTICIÓN DE BIOMASA Y EL DESARROLLO
REPRODUCTIVO EN GENOTIPOS CONTRASTANTES EN SU
TOLERANCIA A LA DENSIDAD**

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

María de los Angeles Rossini
Ingeniera Agrónoma. FA-UBA. 2006

Cátedra de Cerealicultura- Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Gustavo Ángel Maddonni

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

María Elena Otegui

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Doctora (Universidad París XI-Orsay, Francia)

Consejero de Estudios

Edmundo L. Ploschuck

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Gustavo Ángel Maddonni

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Fernando Héctor Andrade

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor (Iowa State University)

JURADO

Octavio Caviglia

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Fernando Salvagiotti

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctor (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de defensa de la tesis: 13 de Marzo de 2012

DEDICATORIA

A Lucas por brindarme su amor y su apoyo

A Fran que es el regalo más lindo que me dio la vida

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a todos aquellos que directa o indirectamente hicieron posible la realización de este trabajo de Tesis:

En primer lugar a Gustavo Ángel Maddonni quien me ha guiado en mi formación no solamente académica, sino como persona. Quiero agradecer su apoyo, comprensión, su enorme generosidad y ejemplo al dirigirme durante todos estos años.

De igual manera quiero agradecer a María Elena Otegui por darme la oportunidad de realizar mi Doctorado en el Grupo, por sus invalorable aportes a esta Tesis y por el compromiso y el apoyo brindado en todo momento.

También quiero agradecer a Alfredo Cirilo y Luís Blanco, por prestarme su ayuda y facilitar la conducción de mis experimentos en el INTA Pergamino.

A mis muy queridos compañeros: Mariela Chintio, Alan Severini, Luis Mayer, Walter Tanaka, Juan Ignacio Rattalino, Joaquín Martínez Bercovich, Juan Pablo Burzaco, Damián Samarro, Alejandra Seco, Patricio Fabbri, Gustavo Elias, Paula Laserna y Eugenia Munaro por su amistad, sus invalorable aportes y por todo el trabajo compartido.

A Guillermina Mendiondo, Florencia Rositano, Karina D'Andrea, Román Serrago, Ramiro Carretero, Ignacio Alzueta, Renata Cantoro, Gabriel Thingitela, Guillermo García, Santiago Martirén por todo el tiempo compartido.

A Alicia Modesto y Alejandra Harispe, por solucionarme más de una cuestión administrativa, siempre con la mejor predisposición.

A la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (FAUBA), al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) por brindarme sus instalaciones y financiación en los proyectos en los que participé como investigadora.

A Lucas, la persona que siempre ha confiado en mí, que realmente sabía lo importante que era para mí este esfuerzo, y que me ha apoyado en los momentos duros, previos a esta Tesis y durante el transcurso de la misma.

A mi hija Francesca, que tanta fuerza me ha dado en los momentos difíciles y a mi familia por todo su apoyo y confianza, y su valiosa ayuda prestada en todo el transcurso de esta Tesis.

DECLARACIÓN

“Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no ha sido presentado, en forma parcial o total, como una tesis en esta u otra institución.”

Ing. Agr. María de los Angeles Rossini

PUBLICACIONES DERIVADAS DE ESTA TESIS

Rossini, M.A., Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2011. Inter-plant competition for resources in maize crops grown under contrasting nitrogen supply and density: variability in plant and ear growth. *Field Crops Res.* 121, 373-380.

Mayer, L.I., Rossini, M.A., Maddonni, G.A., 2012. Inter-plant variation of grain yield components and kernel composition of maize crops grown under contrasting nitrogen supply. *Field Crops Res.* 125, 98-108.

Rossini, M.A., Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2012. Inter-plant variability in maize crops grown under contrasting N \times stand density combinations: Links between development, growth and kernel set. *Field Crops Res.* 133, 90-100.

ÍNDICE GENERAL

Contenido	Página
Índice de cuadros	ix
Índice de figuras	xi
Abreviaturas utilizadas	xiv
Resumen	xv
Abstract	xvi
Capítulo 1: Introducción general	1
1.1. Presentación del problema	2
1.2. Variabilidad poblacional del crecimiento y de la partición de biomasa hacia la espiga	3
1.3. Desarrollo de la espiga, dinámicas florales y fijación de granos	5
1.4. Objetivo General	7
1.4.1. Objetivos particulares	7
1.5. Hipótesis	8
1.6. Experimentos realizados para cumplir con los objetivos	8
Capítulo 2: Competencia por recursos entre plantas de maíz creciendo en condiciones contrastantes de densidad de siembra y disponibilidades de nitrógeno: variabilidad en el crecimiento de la planta y de la espiga	10
2.1. Introducción	11
2.2. Materiales y métodos	11
2.2.1. Diseño experimental y tratamientos	11
2.2.2. Eventos fenológicos y estimación de la biomasa de la planta	12
2.2.3. Análisis de datos	13
2.3. Resultados	14
2.3.1. Biomasa de la planta	14
2.3.2. Tasa de crecimiento de la planta, partición de biomasa durante el período crítico, tasa de crecimiento de la espiga y número de granos	15
2.3.3. Respuesta del NGP a la TCE _{PC}	17
2.4. Discusión	20
2.5. Conclusiones	22
Capítulo 3: Variabilidad poblacional en cultivos de maíz creciendo en combinaciones contrastantes de disponibilidad de N y densidades de plantas: conexiones entre el desarrollo, el crecimiento y la fijación de granos	23
3.1. Introducción	24
3.2. Materiales y métodos	24
3.2.1. Diseño experimental y tratamientos	24
3.2.2. Tasa de crecimiento de la planta y de la espiga	25
3.2.3. Desarrollo de la espiga	25
3.2.4. Dinámica de la floración y la emergencia de estigmas	26
3.2.5. Fuentes de pérdida del NGP	26
3.2.6. Criterio de clasificación de las plantas dentro de jerarquías extremas	27
3.2.7. Análisis de datos	27
3.3. Resultados	28

3.3.1. Dinámicas poblacionales de antesis y R_1	28
3.3.2. Número de flores, estigmas expuestos y granos por espiga. Fuentes de pérdidas del número de granos	30
3.3.3. Desarrollo floral de la espiga de plantas dominadas y dominantes	31
3.3.4. Relaciones entre el desarrollo reproductivo y la fijación de granos en plantas dominadas y dominantes.	31
3.3.5. Relaciones entre el crecimiento de la planta, la partición de biomasa a órganos reproductivos y el número final de granos. Conexiones con el desarrollo reproductivo.	33
3.4. Discusión	37
3.5. Conclusiones	41
Capítulo 4: Variabilidad poblacional en cultivos de maíz creciendo en combinaciones contrastantes de densidad de siembra y disponibilidad de agua en el suelo: conexiones entre el desarrollo, el crecimiento y la fijación de granos	42
4.1. Introducción	43
4.2. Materiales y métodos	44
4.2.1. Diseño experimental y tratamientos	44
4.2.2. Agua útil del suelo	44
4.2.3. Tasa de crecimiento de la planta y de la espiga	45
4.2.4. Desarrollo de la espiga	47
4.2.5. Dinámica de la floración y de la emergencia de estigmas	47
4.2.6. Fuentes de pérdida del NGP	47
4.2.7. Criterio de clasificación de las plantas dentro de jerarquías	47
4.2.8. Análisis de datos	47
4.3. Resultados	48
4.3.1. Condiciones de crecimiento de los cultivos	48
4.3.2. Dinámicas de antesis y R_1 de la población y variabilidad entre plantas	48
4.3.3. Desarrollo floral de la espiga apical en plantas dominadas y dominantes	50
4.3.4. Exposición de estigmas y número de granos. Fuentes de pérdidas del número de granos potencial en plantas dominadas y dominantes	52
4.3.5. Relaciones entre el desarrollo reproductivo y la fijación de granos en plantas dominadas y dominantes	55
4.3.6. Relaciones entre el crecimiento, la partición de biomasa a órganos reproductivos y la fijación de granos. Conexiones con el desarrollo reproductivo.	58
4.4. Discusión	61
4.5. Conclusiones	64
Capítulo 5: Discusión general e investigaciones futuras	65
5.1. Discusión general	66
5.2. Avances logrados en el conocimiento	68
5.3. Implicancias para futuras investigaciones	74
5.4. Aplicaciones futuras	76
Anexo	77
Bibliografía	90

ÍNDICE DE CUADROS

Contenido	Página
Cuadro 2.1. Parámetros de los modelos ajustados utilizados para estimar: (i) biomasa de la planta durante el período previo a R_1 (V_3-R_1) y 15 días después de R_1 (R_2), y (ii) biomasa de la espiga en R_1 y 15 días después de R_1 (R_2).	13
Cuadro 2.2. Valores medios y ANVA de la tasa de crecimiento de la planta en el período reproductivo temprano (TCP_{RT}), durante el período crítico (TCP_{PC}), la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}), el índice de partición(IP), el número de granos por planta (NGP) y sus coeficientes de variación (CV).	16
Cuadro 2.3. Parámetros de los modelos ajustados al conjunto de datos del número de granos por planta (NGP) en función de la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}).	18
Cuadro 3.1. Valores medios y ANVA de los parámetros de las funciones sigmoideas ajustadas a las dinámicas de antesis y R_1 , intervalo antesis- R_1 a nivel poblacional (ASI_{PP}) y el coeficiente de variación (CV) de los días a antesis, días a R_1 y de ASI_{PI} . Los valores son el promedio de los Exp. 1 y 2.	29
Cuadro 3.2. Valores medios de la población y ANVA del número de flores completamente desarrolladas por espiga (NFPE), del número de estigmas expuestos por espiga (NEEE), del número de granos por planta (NGP), y tres fuentes de pérdidas en el número de granos potencial. Los valores son el promedio de los Exp. 1 y 2.	30
Cuadro 3.3. Valores medios y ANVA de los parámetros de las funciones sigmoideas ajustadas a la evolución temporal de flores completamente desarrolladas por espiga de plantas dominadas (d) y dominantes (D).	32
Cuadro 4.1. Parámetros de los modelos utilizados para estimar: (i) biomasa de la planta durante el período V_3-R_2 y (ii) biomasa de la espiga en R_1 y a los 15 días desde R_1 (R_2). Se indica el coeficiente de determinación (r^2) y el número de plantas (n) utilizadas para la obtención de los modelos.	46
Cuadro 4.2. Valores medios y ANVA de los parámetros de las funciones sigmoideas ajustadas a las dinámicas de antesis y R_1 , del intervalo antesis- R_1 a nivel poblacional (ASI_{PP}) y el coeficiente de variación (CV) de los días a antesis, días a R_1 y de ASI_{PI} .	51
Cuadro 4.3. Valores medios y ANVA de los parámetros de las funciones sigmoideas ajustadas a la evolución temporal del número de flores completamente desarrolladas por espiga (NFPE) de plantas dominadas (d) y dominantes (D). Se indica también los valores observados de máximo NFPE.	53

Cuadro 4.4. Valores medios y ANVA del número de estigmas expuestos por espiga (NEEE), del número de granos por planta (NGP), y tres fuentes de pérdidas (%) del número de granos potencial para plantas dominadas (d) y dominantes (D).	54
Cuadro 6.1. Valores medios y ANVA de la biomasa por planta en diferentes estados ontogénicos. Los datos corresponden al promedio de los Exp. 1 y 2.	78
Cuadro 6.2. Valores medios y ANVA del coeficiente de variación (CV) de la biomasa por planta en diferentes estados ontogénicos. Los datos corresponden al promedio de los Exp. 1 y 2.	79
Cuadro 6.3. Valores medios y ANVA del número de flores completamente desarrolladas por hilera (E) y número de flores totales por hilera (T) en diferentes estados ontogénicos para plantas dominadas (d) y dominantes (D). Los datos corresponden al Exp. 1.	82
Cuadro 6.4. Valores medios y ANVA del número de flores completamente desarrolladas por hilera (E) y número de flores totales por hilera (T) en diferentes estados ontogénicos para plantas dominadas (d) y dominantes (D). Los datos corresponden al Exp. 2.	83
Cuadro 6.5. Valores medios y ANVA de las fuentes de pérdidas del número de granos por planta (%) y eficiencia reproductiva (ER_{TCF} , $NGP\ TCF_{PC}^{-1}$) para plantas dominadas (d) y dominantes (D).	85
Cuadro 6.6. Valores medios y ANVA de la eficiencia reproductiva (ER_{TCF} , $NGP\ TCF_{PC}^{-1}$) e intervalo antesis- R_1 a nivel de planta individual (ASI_{PI}) para plantas dominadas (d) y dominantes (D).	87

ÍNDICE DE FIGURAS

Contenido	Página
Figura 1.1. Etapas del desarrollo reproductivo (I a V) desde la diferenciación de la yema axilar hasta la fijación del número de granos por planta (NGP) (adaptado de Otegui y Andrade, 2000). Las llaves indican las posibles regulaciones del crecimiento sobre diferentes etapas de desarrollo exploradas en esta tesis.	7
Figura 2.1. Evolución de la biomasa de la planta (a y b) y del coeficiente de variación (CV) de la biomasa de la planta (c y d).	15
Figura 2.2. Relaciones entre la tasa de crecimiento de la planta durante el período reproductivo temprano (TCP_{RT}) y la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) (a y b), la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}) y la TCP_{PC} (c y d), y el número de granos por planta (NGP) y la TCE_{PC} (d y e) de AX820 (a, c y e) y de AX877 (b, d y f).	19
Figura 3.1. Representación gráfica de los parámetros ajustados a la evolución del NFPE en función del tiempo térmico (TT) desde siembra.	25
Figura 3.2. Diagrama conceptual describiendo la conexión entre rasgos reproductivos (parte superior del gráfico) y de crecimiento (parte inferior del gráfico) en la determinación del número de granos por planta (NGP) en el cultivo de maíz. Las relaciones entre variables son descriptas en cada paso: (a) Tiempo térmico (TT) al 50% de flores completamente desarrolladas (TT 50 % Flores E) y la tasa de crecimiento de la planta durante el período reproductivo temprano (TCP_{RT}), (b) el TT a R_1 y el TT 50 % Flores E, (c) el intervalo anthesis- R_1 a nivel de planta individual (ASI_{PI}) y el TT a R_1 , (d) el NGP y el ASI_{PI} , (e) ASI_{PI} y la tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}), (f) la Pérdida 2 y TCF_{PC} , (g) la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) y la TCP_{RT} , (h) la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}) y la TCP_{PC} , (i) la TCF_{PC} y la TCE_{PC} , (j) la Pérdida 3 y la TCF_{PC} , y (k) el NGP y la TCF_{PC} . Los datos corresponden a los Exp. 1 y 2.	35
Figura 3.3. Eficiencia reproductiva (ER_{TCF} , $NGP \ TCF_{PC}$) en función de la tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}) de AX820 (a) y AX877 (b). Los datos corresponden a los Exp. 1 y 2.	37

- Figura 4.1.** Temperatura medias y máximas (a y b) y porcentaje de agua útil del suelo (c, d, e, f) en función del tiempo térmico desde siembra para los híbridos AX820 (c y d) y AX877 (e y f) en el Exp. 3 (a, c y e) y el Exp. 4 (b, d y f). 49
- Figura 4.2.** Diagrama conceptual describiendo la conexión entre rasgos reproductivos (parte superior del gráfico) y de crecimiento (parte inferior del gráfico) en la determinación del número de granos por planta (NGP) en el cultivo de maíz. Las relaciones entre variables son descritas en cada paso: (a) Tiempo térmico (TT) al 50% de flores completamente desarrolladas (TT 50 % Flores E) y la tasa de crecimiento de la planta durante el período reproductivo temprano (TCP_{RT}), (b) el TT a R_1 y el TT 50 % Flores E, (c) el intervalo antesis- R_1 a nivel de planta individual (ASI_{PI}) y el TT a R_1 , (d) el NGP y el ASI_{PI} para AX820, (e) el NGP y el ASI_{PI} para AX877, (f) ASI_{PI} y la tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}), (g) la Pérdida 2 y TCF_{PC} , (h) la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) y la TCP_{RT} , (i) la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}) y la TCP_{PC} , (j) la TCF_{PC} y la TCE_{PC} , (k) la Pérdida 3 y la TCF_{PC} . 56
- Figura 4.3.** Número de granos por planta (NGP) en función de la tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}) para el híbrido AX820 (a) y el AX877 (b). Los datos corresponden a los Exp. 3 y 4. 59
- Figura 4.4.** Eficiencia reproductiva (ER_{TCF}) en función de la tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}) del AX820 (a) y el AX877 (b). Los datos corresponden a los Exp. 3 y 4. 60
- Figura 5.1.** Diagrama conceptual describiendo la conexión entre rasgos reproductivos (parte superior del gráfico) y de crecimiento (parte inferior del gráfico) en la determinación del número de granos por planta (NGP) en el cultivo de maíz. Las relaciones entre variables son descritas en cada paso: (a) Tiempo térmico (TT) al 50% de flores completamente desarrolladas (TT 50% Flores E) y la tasa de crecimiento de la planta durante el período reproductivo temprano (TCP_{RT}), (b) TT a R_1 y TT 50% Flores E, (c) intervalo antesis- R_1 a nivel de planta individual (ASI_{PI}) y TT a R_1 , (d) NGP y ASI_{PI} para AX820, (e) NGP y ASI_{PI} para AX877, (f) ASI_{PI} y la tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}), (g) la Pérdida 2 y TCF_{PC} , (h) la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) y TCP_{RT} , (i) la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}) y TCP_{PC} , (j) TCF_{PC} y TCE_{PC} , (k) Pérdida 3 y TCF_{PC} . Los datos corresponden a los Exp. 1, 2, 3 y 4. 72

Figura 5.2. Respuesta del número de granos por planta (NGP) a la tasa de crecimiento de la flores durante el período crítico (TCF_{PC}) para el híbrido AX820 (a) y el AX877 (b). Los datos corresponden a los Exp. 1, 2, 3 y 4.	74
Figura 6.1. Número de flores totales (barras blancas) y flores completamente desarrolladas (barras grises) por hilera en función del tiempo térmico (TT) desde siembra del AX820 en el Exp. 2. Niveles de N: N_{200} (a) y N_0 (c). Densidades de siembra D_9 (b) y D_{12} (d).	80
Figura 6.2. Número de flores totales (barras blancas) y flores completamente desarrolladas (barras grises) por hilera en función del tiempo térmico (TT) desde siembra del AX877 en el Exp. 2. Niveles de N: N_{200} (a) y N_0 (c). Densidades de siembra D_9 (b) y D_{12} (d).	81
Figura 6.3. Número de granos por planta (NGP) en función de la Pérdida 1 (a y b), Pérdida 2 (c y d) y Pérdida 3 (e y f) para los híbridos AX820 (a, c y e) y AX877 (b, d y f). Los datos corresponden a los Exp. 1 y 2.	84
Figura 6.4. Número de granos por planta (NGP) en función de la Pérdida 1 (a y b), Pérdida 2 (c y d) y Pérdida 3 (e y f) para los híbridos AX820 (a, c y e) y AX877 (b, d y f). Los datos corresponden a los Exp. 3 y 4.	86
Figura 6.5. Evolución de la biomasa de la planta (a y b) y del coeficiente de variación (CV) de la biomasa de la planta (c y d) de los híbridos AX820 (a y c) y AX877 (b y d) creciendo en D_{12} durante el Exp. 3.	88
Figura 6.6. Evolución de la biomasa de la planta (a y b) y del coeficiente de variación (CV) de la biomasa de la planta (c y d) de los híbridos AX820 (a y c) y AX877 (b y d) creciendo en D_{12} durante el Exp. 4.	89

ABREVIATURAS UTILIZADAS

Abreviatura	Significado
ASI _{PI}	Intervalo antesis-R ₁ individual de las plantas
ASI _{PP}	Intervalo antesis-R ₁ poblacional
CDH	Con déficit hídrico
CV	Coefficiente de variación
D ₁₂	Densidad de 12 plantas m ⁻²
D ₆	Densidad de 6 plantas m ⁻²
D ₉	Densidad de 9 plantas m ⁻²
E	Estado máximo de desarrollo floral (estigma > 1mm)
ER _{TCE}	Eficiencia reproductiva (NGP TCE _{PC} ⁻¹)
ER _{TCF}	Eficiencia reproductiva (NGP TCF _{PC} ⁻¹)
IP	Índice de partición
NEEE	Número de estigmas expuestos por espiga
NFPE	Número total de flores completamente desarrolladas por espiga
NGP	Número de granos por planta
R ₁	Floración femenina
R ₂	15 días post-floración femenina
R ₆	Madurez fisiológica
SDH	Sin déficit hídrico
TCE _{PC}	Tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico
TCF _{PC}	Tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico
TCP _{PC}	Tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico
TCP _{RT}	Tasa de crecimiento de la planta durante el período reproductivo temprano (desde V ₇ hasta V ₁₃)
TT	Tiempo Térmico
V _n	N hojas liguladas del cultivo

ESTRÉS ABIÓTICO EN MAÍZ: EFECTOS SOBRE LA VARIABILIDAD POBLACIONAL DEL CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS, LA PARTICIÓN DE BIOMASA Y EL DESARROLLO REPRODUCTIVO EN GENOTIPOS CONTRASTANTES EN SU TOLERANCIA A LA DENSIDAD

Resumen

Los sistemas de producción de maíz (*Zea mays* L.) en seco con altas densidades de siembra promueven procesos de competencia intra-específica desde etapas tempranas del desarrollo. Existen diferencias genotípicas en la evolución temporal de la variabilidad poblacional del crecimiento de las plantas (indicativa de la intensidad de la competencia intra-específica) en cultivos con densidades de siembra contrastantes. Sin embargo, esta información es escasa en cultivos bajo estrés hídrico y nitrogenado. El objetivo de este trabajo fue analizar los efectos de los estreses abióticos (luz, agua y N) sobre la evolución de la variabilidad poblacional del crecimiento de las plantas, su desarrollo reproductivo, la partición de biomasa y el número de granos por planta (NGP), en dos híbridos de maíz con diferente tolerancia a la alta densidad de siembra. La variabilidad inicial del crecimiento de las plantas pudo atenuarse mediante la fertilización y el riego, detectándose diferencias genotípicas en estas respuestas. Por el contrario, dicha variabilidad se sostuvo en el tiempo en situaciones de deficiencias de N y de agua. Se hallaron fuertes asociaciones entre las tasas de crecimiento de las plantas entre períodos y entre éstas y diversos rasgos del desarrollo reproductivo. Sin embargo, los estreses hídricos y nutricionales no afectaron la partición de biomasa hacia la espiga durante el período crítico centrado en floración, y sólo afectaron ligeramente el número de flores fértiles. La principal fuente de pérdida del NGP fue el aborto de granos, promovido por las condiciones de estrés y reflejado por la relación de esta pérdida con la tasa de crecimiento de las flores durante el periodo crítico (TCF_{PC}). Así, la relación encontrada entre el NGP y TCF_{PC} , sugiere que los efectos de los estreses abióticos se ejercieron principalmente por una reducción del flujo de asimilados hacia las flores. El menor NGP por unidad de TCF_{PC} de las plantas dominadas del híbrido más intolerante, revela efectos directos de los estreses sobre la eficiencia reproductiva.

Palabras clave: *Zea mays* L., maíz, estrés abiótico, estrés nitrogenado, estrés hídrico, eficiencia reproductiva, variabilidad poblacional, desarrollo reproductivo.

ABIOTIC STRESS IN MAIZE CROPS: EFFECTS ON PLANT-TO-PLANT VARIABILITY OF PLANT GROWTH, BIOMASS PARTITIONING AND REPRODUCTIVE DEVELOPMENT IN HYBRIDS WITH CONTRASTING TOLERANCE TO CROWDING

Abstract

Current production systems of maize (*Zea mays* L.) crops grown under rainfed conditions and high stand densities promote intra-specific competition from early stages of development onwards. Genotypic differences have been documented in the temporal evolution of plant-to-plant variability in growth within maize crops grown at contrasting stand densities, indicative of crowding stress (i.e. low irradiance per plant). However, information on this topic is scarce for crops exposed to water and nitrogen stress. The aim of this study was to analyze the effects of abiotic stresses (light, water and N) on the evolution of plant-to-plant variability in plant growth, reproductive development, biomass partitioning and the number of grains per plant (NGP) in two maize hybrids with different tolerance to crowding. Initial variability of plant growth was alleviated by N fertilization and irrigation, and genotypic differences were detected in these responses. Contrary, this variability was sustained along the cycle below N and water stresses. Strong associations were found among plant growth rates representative of different periods along the cycle, and between plant growth and various traits representative of reproductive development. Both water and N stresses, however, had no effect on biomass partitioning to the ear during the critical period around female flowering, and had only a slight effect on the number of fertile flowers per apical ear. The main source of loss in NGP was the abortion of grains, promoted by stress conditions and described by the relationship between this loss and the rate of growth of fertile flowers during the critical period (TCF_{PC}). Thus, this relationship suggests that the effects of abiotic stresses were mainly exerted through the flow of biomass to the flowers. The low NGP per unit of TCF_{PC} of the dominated plants of the intolerant hybrid reveals direct effects of stress on reproductive efficiency.

Key words: *Zea mays* L., maize, abiotic stress, nitrogen stress, water stress, reproductive efficiency, plant-to-plant variability, reproductive development.

Capítulo 1

Introducción general

1.1. Presentación del problema

El rendimiento en grano en el cultivo de maíz (*Zea mays* L.) se encuentra principalmente determinado por el número de granos logrado por unidad de área, el cual depende de la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico (30 días centrado en la floración femenina; Andrade et al., 1999) y de la partición de biomasa a los órganos reproductivos (Echarte et al., 2004). En el caso particular de este cultivo, la relación entre la tasa de crecimiento y el número de granos es curvilínea cuando se consideran las plantas individuales creciendo sin restricciones hídrico nutricionales (Vega et al., 2001b), lo que destaca dos aspectos distintivos de esta especie: (i) un umbral mínimo de tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}), por debajo del cual un individuo resulta estéril, y (ii) un valor crítico de TCP_{PC} , por encima del cual el número de granos por planta (NGP) aumenta (genotipos prolíficos: con capacidad variable de fijar granos en espigas subapicales) o se mantiene estable (genotipos no prolíficos: sin capacidad de fijar granos en espigas subapicales). El umbral para la fijación de granos y la no linealidad en la relación anteriormente planteada sugieren que otros factores distintos a la TCP_{PC} influyen el NGP, incluyendo la partición de biomasa a las estructuras reproductivas y un mínimo requerimiento de asimilados para sostener la actividad meristemática (Charles-Edwards, 1984). Por definición, la partición reproductiva es la proporción del crecimiento o biomasa total alojada en tejidos reproductivos (Donald y Hamblin, 1976; Gifford et al., 1984; Hay, 1995; Sinclair, 1998). A bajos valores de TCP_{PC} , la partición hacia la espiga se vuelve muy variable (Vega et al., 2001b) y disminuye marcadamente hasta llegar a un valor umbral para el crecimiento reproductivo. La existencia de dicho umbral ha estado frecuentemente asociada con la pérdida de prioridad de asignación de asimilados a la espiga en relación a otros destinos simultáneos (Eastin, 1970; Edmeades y Daynard, 1979; Daynard y Muldoon, 1983; Uhart y Andrade, 1995a), dando como consecuencia plantas sin fijación de granos.

La mejora en rendimiento de este cultivo ha dependido de una mayor tolerancia al aumento de la densidad de plantas, reflejada en una disminución del número de plantas estériles y un aumento del número de granos cosechables (Tollenaar, 1989). Trabajos con híbridos locales (Echarte et al., 2004; Luque et al., 2006) ampliaron el marco conceptual descrito, estudiando las bases fisiológicas de la tolerancia a la alta densidad de híbridos modernos comparados con híbridos más antiguos. Esta respuesta diferencial estuvo claramente determinada por (i) la mayor fijación de granos por unidad de TCP_{PC} ante bajas TCP_{PC} , y (ii) el mayor potencial (i.e. mayor NGP) en altos valores de TCP_{PC} para los híbridos modernos. No existe en cambio consenso respecto al umbral mínimo de TCP_{PC} que permite la fijación de granos, pues algunos autores indican que el mejoramiento provocó una disminución (Echarte et al., 2004) mientras otros no verifican una tendencia (Tollenaar et al., 1992) o incluso sugieren un aumento (Luque et al., 2006). Independientemente de esta controversia, todos los resultados demuestran (*op.cit.* y Echarte et al., 2000) que el mejoramiento genético aumentó la relación $NGP \cdot TCP_{PC}^{-1}$ debido principalmente a una mejora en la partición de biomasa hacia la espiga y no como consecuencia de una mayor fijación de granos por unidad de tasa de crecimiento de la espiga en el período crítico (TCE_{PC}).

Las mayores densidades de plantas utilizadas actualmente para la producción de maíz provocan una alta presión de competencia intra-específica, causando un incremento temprano de la variabilidad del crecimiento de las plantas, que puede sostenerse durante el período crítico del cultivo y reflejarse en las distintas TCP_{PC} e índices de partición de biomasa hacia la espiga (IP) de las plantas del *stand* (Maddonni y Otegui, 2004; Pagano y Maddonni, 2007). Estos hallazgos han sido obtenidos

considerando el estrés por luz generado por el aumento de la densidad de siembra en ausencia de otros estreses abióticos como deficiencias hídrico-nutricionales.

El efecto a campo de los estreses abióticos, fundamentalmente de agua y/o de nitrógeno (N), puede también explicarse a través de la relación curvilínea anteriormente mencionada (i.e. $NGP = f [TCP_{PC}]$): sequías y deficiencias de N que promueven una disminución en la TCP_{PC} provocan una reducción del NGP con un patrón de respuesta curvilínea (Andrade et al., 2002). No obstante, las relaciones establecidas hasta el momento para condiciones de estrés están basadas en valores de NGP y TCP_{PC} obtenidos a partir del promedio de las plantas cultivadas por unidad de superficie, sin considerar la variabilidad del crecimiento individual de las plantas del *stand* ni la evolución temporal de dicha variabilidad. Adicionalmente, la información sobre la variabilidad entre plantas del desarrollo reproductivo bajo condiciones de estrés hídrico o nitrogenado es inexistente. El estudio de la variabilidad poblacional dentro de un *stand* resulta de utilidad para mejorar el conocimiento de la fisiología del crecimiento y desarrollo del cultivo de maíz en altas densidades y ante disponibilidades contrastantes de recursos edáficos. Dichos conocimientos permiten avanzar en la mejora del rendimiento del cultivo y también pueden ser incorporados en los modelos de simulación para la predicción del número de granos (Ritchie y Alagarswamy, 2003) debido a que mayores rendimientos están asociados a la reducción de la variabilidad entre plantas (Tollenaar y Wu, 1999). El conocimiento de dicha variabilidad sería una herramienta útil en la predicción del rendimiento por unidad de área, principalmente en ambientes con baja disponibilidad de recursos.

1.2. Variabilidad poblacional del crecimiento y de la partición de biomasa hacia la espiga

A una determinada densidad de plantas, en un híbrido simple de maíz existe una variabilidad entre individuos que puede ser el resultado de una desuniformidad en el tiempo de emergencia y en el espaciamiento entre plantas a lo largo de la hilera de siembra (Liu et al., 2004). Tales irregularidades en el espaciamiento entre plantas están relacionadas al mecanismo de siembra utilizado, mientras que la desuniformidad en la emergencia responde a la profundidad de siembra, las bajas temperaturas del suelo y el pobre contacto semilla-suelo. Adicionalmente, se ha determinado que dentro de un *stand* de plantas conformado por individuos genética y ontogénicamente idénticos (i.e. híbridos simples con plantas perfectamente uniformes en desarrollo y tamaño inicial) creciendo bajo condiciones de alta competencia intra-específica, aparecen individuos con diferente habilidad para la captura de recursos (Maddonni y Otegui, 2004; Pagano y Maddonni, 2007). Así, las plantas más altas del *stand* son en general aquellos individuos con una mayor capacidad de competencia por luz y que pueden ser identificados como los “dominantes”. Por el contrario, aquellos individuos pequeños que tienen una baja capacidad para la captura de recursos aéreos son los llamados “dominados” dentro del *stand*.

De esta manera se establecen jerarquías entre individuos desde etapas muy tempranas del desarrollo (alrededor de V_4 - V_7 según el híbrido) aumentando el coeficiente de variación (CV) de varios rasgos fenotípicos (e.g. biomasa, altura, intervalo antesis- R_1 , NGP, etc.). Este parámetro estadístico revela la existencia de plantas con diferente habilidad competitiva dentro de un mismo *stand* (Edmeades y Daynard, 1979), cuyo valor se estabiliza en su nivel más alto al inicio de encañazón, i.e. antes del período crítico. Es por ello que en ausencia de limitaciones hídrico nutricionales, existe una estrecha relación entre la tasa de crecimiento de la planta durante etapas reproductivas tempranas (TCP_{RT} : desde V_7 a V_{13} ; Ritchie y Hanway,

1982) y la TCP_{PC} (Pagano y Maddonni, 2007). Esta relación pone en evidencia que el crecimiento de un individuo en etapas tempranas condiciona el estado fisiológico con que inicia el período crítico, y dicho estado modula la partición de biomasa hacia la espiga y consecuentemente su éxito reproductivo (Borrás et al., 2007). Es por ello que en la relación NGP en función de la TCP_{PC} existe una alta variabilidad en la fijación de granos para bajas TCP_{PC} , en las cuales se hallan los individuos dominados, que poseen una menor partición de biomasa hacia la espiga y por lo tanto fijan menos NGP para una TCP_{PC} dada (Maddonni y Otegui, 2004; Pagano y Maddonni, 2007). Lo contrario ocurre para valores elevados de TCP_{PC} . Esta dicotomía en el comportamiento reproductivo de las plantas se pone en evidencia a través de la pendiente de la relación (i.e. derivada de la función), que sugiere una máxima eficiencia reproductiva a bajas TCP_{PC} y valores menores de eficiencia reproductiva en altas TCP_{PC} (Gambín et al., 2008). Adicionalmente, bajo condiciones hídrico-nutricionales no limitantes, se ha detectado variabilidad genotípica para las respuestas descritas (Pagano y Maddonni, 2007), presentando los híbridos más intolerantes a la alta densidad (i) una mayor variabilidad en el crecimiento temprano de las plantas, (ii) una menor partición de biomasa a la espiga durante el período crítico y (iii) una mayor caída en el NGP ante reducciones de la TCE_{PC} (individuos dominados). Este último mecanismo pone de manifiesto que el mejoramiento genético podría incrementar la fijación de granos por unidad de TCE_{PC} , i.e. la ER cuantificada como $NGP\ TCE_{PC}^{-1}$.

Existen numerosos trabajos que muestran los efectos del estrés por N (McCullough et al., 1994a y b; Uhart y Andrade, 1995a; Boomsma et al., 2009) o por agua (Hall et al., 1980, 1981; Andrade et al., 2002) sobre el crecimiento del cultivo y la fijación de granos en maíz, pudiendo sintetizarse la respuesta no sólo a través de las reducciones que los mismos provocan en la TCP_{PC} y consecuentemente en el NGP (Andrade et al., 2002), sino también en la mayor variabilidad en la fijación de granos debido a la relación curvilínea entre estas variables. Así, los efectos del estrés hídrico o nitrogenado sobre el número de granos han estado relacionados a los cambios en la fotosíntesis foliar y/o el crecimiento de la planta en floración (Uhart y Andrade, 1995a, Schussler y Westgate, 1991a y b) y a la menor partición de biomasa a los órganos reproductivos provocando un aumento del aborto de granos (Jacobs y Pearson, 1991; Uhart y Andrade, 1995a; Below et al., 2000; Tollenaar et al., 2000; Ding et al., 2005; Monneveux et al., 2005). Dichos trabajos estuvieron focalizados sobre la “planta promedio” del *stand*, sin analizar los efectos del estrés por N o por agua sobre la variabilidad poblacional (i.e. entre plantas) de las respuestas.

En un estudio reciente, Boomsma et al. (2009) reportaron un incremento de la variabilidad en el rendimiento por planta en respuesta a los efectos combinados del aumento de la densidad de plantas y de una reducción en la disponibilidad de N, pero no profundiza sobre las relaciones funcionales subyacentes en dicha respuesta, ni realiza un estudio temporal de la variabilidad poblacional de caracteres fisiológicos determinantes del rendimiento de la planta. Hasta el momento se desconoce si la reducción del NGP promedio del *stand* y la mayor variabilidad entre plantas en el NGP ante bajas disponibilidades de N y agua obedece a (i) una mayor jerarquización del crecimiento de las plantas, (ii) efectos del estrés abiótico exclusivamente sobre la partición de biomasa hacia la espiga durante el período crítico (D’Andrea et al., 2008), con intensidad diferencial entre individuos dominados y dominantes, (iii) una combinación de las respuestas indicadas en (i) y (ii), y (iv) efectos del estrés sobre la morfogénesis de la espiga.

1.3. Desarrollo de la espiga, dinámicas florales y fijación de granos

Los primordios florales en las yemas axilares que darán origen a las espigas comienzan a diferenciarse cuando el cultivo se encuentra en el estado de V₇-V₉. Muy tempranamente queda definido el número de hileras de la espiga, que es un carácter fuertemente controlado por el genotipo (Otegui, 1997; Otegui y Melón, 1997). La iniciación de espiguillas a lo largo de las hileras continúa acrópetamente hasta una o dos semanas antes de la aparición de los primeros estigmas por fuera de las chalas (floración femenina o R₁), momento en el que todas las flores alcanzan el máximo estado de desarrollo (i.e. estado E; flores con estigma > 1 mm). Estudios previos han documentado que el número total de flores completamente desarrolladas por espiga (NFPE) no es sustancialmente afectado por disponibilidades contrastantes de asimilados promovidas por diferentes densidades de siembra (Otegui, 1997; Cárcova et al., 2000), fechas de siembra (Cirilo y Andrade, 1994; Otegui y Melón, 1997), disponibilidad de nutrientes (Lemcoff y Loomis, 1986; Uhart y Andrade, 1995b; Monneveux et al., 2005), oferta de agua (Edmeades et al., 1993; Otegui et al., 1995), o temperaturas supra-óptimas (Rattalino Edreira et al., 2011). Contrariamente, se han encontrado efectos directos de deficiencias de N y agua en el crecimiento de espiguillas y fijación de granos. Below et al. (2000) sugirió que el N tiene un efecto directo en el desarrollo reproductivo controlando la capacidad del grano para utilizar carbono (C), pero D'Andrea et al. (2008) demostraron que las diferencias genotípicas en la respuesta del NGP a la TCP_{PC} ante niveles contrastantes de N era atribuible a los efectos del nutriente sobre la partición de carbono a la espiga (efecto indirecto) y no a una disminución de la concentración de N en este último órgano (efecto directo), pudiendo determinar que la relación C/N era muy estable en las estructuras reproductivas. Schussler y Westgate (1991a y b) y Zinselmeier et al. (1995), por otra parte, encontraron evidencia de efectos indirectos del estrés hídrico en la fijación de granos por reducciones en la partición de materia seca a la espiga. La mejor granazón obtenida en respuesta a la perfusión de azúcares y no a la de agua confirma la naturaleza indirecta (metabolismo del C) y no directa (estatus hídrico del órgano) del estrés abiótico sobre el cuaje de ovarios fecundados (Boyle et al., 1991). Una interpretación similar merece la merma de granazón obtenida al fecundar ovarios a diferentes niveles de potencial agua de los mismos (Westgate y Boyer, 1986). En conjunto, la evidencia disponible destaca que el efecto de los estreses abióticos sobre el NGP está relacionado a la menor partición de materia seca hacia la espiga durante el período crítico para la determinación del número de granos.

La consecuencia más clara de los efectos negativos de una menor asignación de asimilados a la espiga es el atraso de la floración femenina respecto de la masculina, que da lugar a un aumento en el intervalo entre ambas (ASI). Esta respuesta ha sido ampliamente reportada a nivel poblacional (i.e. basado en el 50% de antesis y 50% de R₁), particularmente para estrés hídrico (Hall et al., 1982; Bolaños y Edmeades, 1993), estrés por N (Jacobs y Pearson, 1991; D'Andrea et al., 2009) y alta densidad de plantas (Edmeades y Daynard, 1979; Sangoi et al., 2002). Es por ello que el ASI es utilizado como un indicador indirecto del desempeño de un genotipo en programas de mejoramiento en ambientes propensos al estrés (Bänziger y Lafitte, 1997), particularmente por su fácil cuantificación.

Los trabajos hasta aquí mencionados han estudiado el desarrollo de la espiga correspondiente al promedio de las plantas de un *stand* creciendo casi siempre en condiciones controladas y sin hacer distinciones respecto a la variabilidad entre individuos. En un estudio a campo, donde se diferenciaron las distintas jerarquías de plantas (Pagano et al., 2007), se demostró que aquellos individuos dominados dentro de

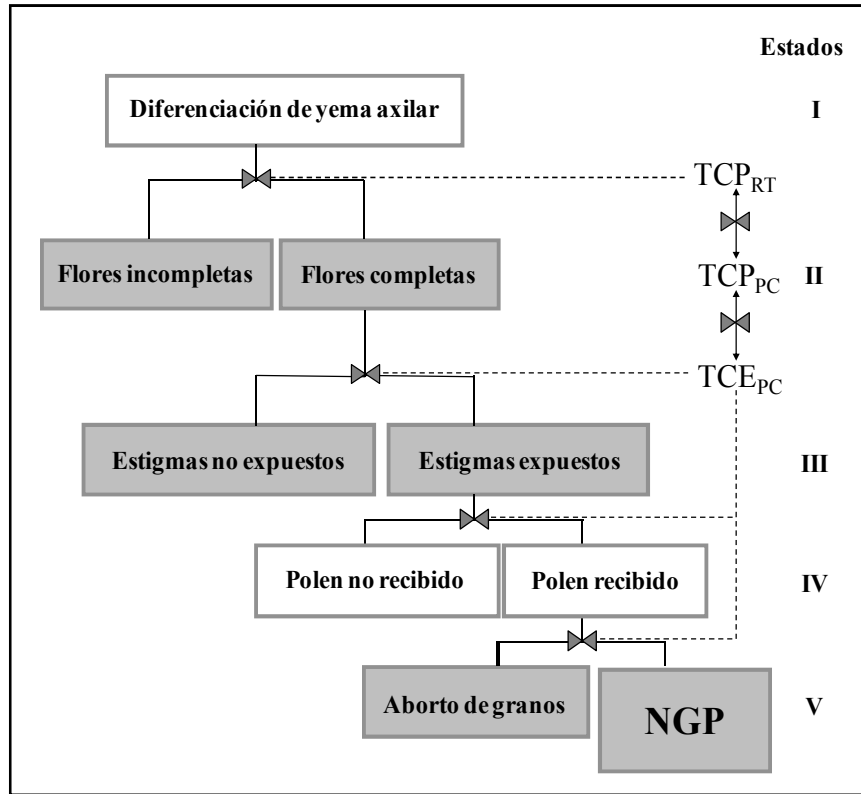
un *stand* en alta densidad de siembra alcanzaron el mismo NFPE que los dominantes. Sin embargo, ambas jerarquías difirieron en la tasa de progreso del desarrollo floral, la cual fue más lenta en los individuos dominados que en los dominantes. Una consecuencia de esta respuesta fue el aumento del ASI de los individuos dominados. A su vez, estas plantas exhibieron una menor sincronía en la emergencia de estigmas (i.e. más tiempo entre los primeros y los últimos estigmas expuestos), debido a la menor tasa de crecimiento de las flores alrededor de floración (TCF_{PC}). Borrás et al. (2007) encontró un umbral mínimo de biomasa de espiga para emitir estigmas. Todas aquellas plantas de un *stand* que se encontraban por debajo de ese umbral (plantas muy dominadas) no tenían posibilidad de fijar granos. Aun habiendo alcanzado el umbral mínimo de biomasa de espiga, ciertas plantas resultarían potencialmente estériles. Una causa de esto sería que la emisión de estigmas ocurriría con posterioridad al período de liberación del polen (Hall et al., 1981; Bassetti y Westgate, 1993b; Uribelarrea et al., 2002). La otra posibilidad, es que una gran proporción de sus flores abortaría aunque la provisión de polen esté garantizada (Westgate y Boyer, 1986; Otegui et al., 1995), pues las primeras flores fecundadas inhibirían el cuaje de granos en las flores de fecundación tardía (Cárcova y Otegui, 2001 y 2007). Así, cualquier reducción en el crecimiento de las plantas (e.g. debida a un estrés por luz, agua o nutrientes) podría afectar no sólo el inicio de la emisión de estigmas (Borrás et al., 2009) sino también la sincronía en la emergencia de los mismos. Esto daría como resultado una caída en la cantidad de flores polinizadas dentro de una ventana temporal de 2-4 días después de la floración femenina de la planta óptima para la fijación de granos en la espiga (Cárcova y Otegui, 2001).

En la sucesión de etapas desde la diferenciación de la yema axilar hasta la fijación de granos (Figura 1.1), se podrían identificar diferentes momentos durante los cuales la tasa de crecimiento de la planta podría estar modulando al desarrollo reproductivo de la espiga. Es por ello que en este trabajo se analizó cómo el estrés promovido por deficiencias lumínicas, hídricas o nitrogenadas afecta el desarrollo floral en las diferentes jerarquías de plantas, como así también la asociación del crecimiento de la planta con el desarrollo reproductivo de la espiga.

En resumen, existen fuertes evidencias sobre el impacto de la variabilidad poblacional temprana en maíz impuesta por cambios en la oferta de radiación (i.e. densidades de siembra, raleos previos al período crítico) sobre el desarrollo floral, el crecimiento de las plantas durante el período crítico, la partición de asimilados hacia la espiga durante este período y la fijación de granos. Asimismo se ha detectado variabilidad genotípica en estas respuestas. Sin embargo, se desconoce si la competencia por recursos edáficos (i.e. agua y nutrientes), en interacción con la densidad de siembra, produciría los mismos efectos que aquellos documentados por la competencia por luz.

Figura 1.1.

Etapas del desarrollo reproductivo (I a V) desde la diferenciación de la yema axilar hasta la fijación del número de granos por planta (NGP) (adaptado de Otegui y Andrade, 2000). Las llaves indican las posibles regulaciones del crecimiento sobre diferentes etapas de desarrollo exploradas en esta tesis. Las cajas sombreadas destacan las variables de estado analizadas.



1.4. Objetivo General

Analizar los efectos de la interacción entre la densidad de siembra y el estrés por agua o N sobre la dinámica temporal de la variabilidad en el crecimiento individual de las plantas de un *stand*, su desarrollo reproductivo, la partición de biomasa hacia la espiga y la fijación de granos, considerando dos genotipos de maíz con diferente tolerancia a la alta densidad de siembra.

1.4.1. Objetivos particulares

1. Caracterizar el crecimiento individual de las plantas del *stand* ante la incidencia de estreses abióticos (agua y N) ocurridos a partir del inicio de encañazón, ambos combinados con dos densidades de plantas contrastantes.
2. Analizar la variabilidad poblacional de TCP_{RT} , TCP_{PC} , TCE_{PC} y NGP.
3. Estudiar la relación entre los rasgos listados en (2).
4. Analizar el desarrollo reproductivo (progreso del número de primordios de flores por espiga y la evolución de los estados florales) y la dinámica de floración (i.e. antesis, emisión de estigmas) a nivel poblacional y a nivel de planta individual.
5. Determinar las fuentes de pérdidas entre el NFPE y el NGP.
6. Explorar las relaciones entre el crecimiento y el desarrollo reproductivo de las plantas.

1.5. Hipótesis

Hipótesis 1: Los estreses por deficiencia de agua y N que se establecen al inicio de la encañazón del maíz incrementan la variabilidad poblacional del crecimiento de las plantas del stand establecida tempranamente en el ciclo del cultivo, con respecto al control sin estrés. Esta respuesta resulta genotipo-dependiente.

Predicción: una mejora en la oferta de recursos edáficos a través de la fertilización nitrogenada o el riego atenuaría la variabilidad poblacional del crecimiento de las plantas (i.e. el CV de la biomasa por planta y de las TCPs). El híbrido intolerante presentaría una mayor reducción en la variabilidad poblacional del crecimiento (i.e. un mayor desacople entre las TCP_{PC} y TCP_{RT}).

Hipótesis 2: El crecimiento de las plantas durante el período reproductivo temprano condiciona el desarrollo de la espiga.

Predicción: La menor TCP_{RT} de las plantas dominadas de un stand provocaría un retraso en el desarrollo reproductivo de la espiga (i.e. evolución del NFPE) y un menor número de estigmas expuestos por espiga (NEEE), que impactarían en su menor NGP.

Hipótesis 3: Los estreses de agua y N provocan una caída adicional de densidades de siembra del NGP por unidad de TCP_{PC} (i.e. a la estimada para condiciones de densidad de siembra contrastantes) debido a sus efectos sobre (i) la partición de biomasa hacia la espiga (i.e. reducción de la relación $TCE_{PC} TCP_{PC}^{-1}$), y (ii) la ER ($NGP TCE_{PC}^{-1}$). Ambas respuestas indican efectos directos de los estreses sobre el NGP, y las mismas se manifiestan con mayor intensidad en las plantas dominadas del híbrido intolerante.

Predicción 1: En ambientes con baja oferta de recursos edáficos (déficit nitrogenado o hídrico), la relación entre la TCE_{PC} y TCP_{PC} resultaría más estrecha (i.e. mejor ajuste entre ambas variables) en el híbrido tolerante. Por lo tanto en este genotipo la predicción del NGP a partir de la TCP_{PC} y la TCE_{PC} resultaría similar.

Predicción 2: el híbrido intolerante presentaría una mayor variabilidad del NGP para bajas TCE_{PC} debido a la menor ER de las plantas dominadas bajo déficit de N y/o agua.

Hipótesis 4: La baja ER_{TCF} ($NGP TCF_{PC}^{-1}$) de las plantas dominadas bajo estrés nitrogenado o hídrico en combinación con estrés por luz se debe exclusivamente al aborto de flores fecundadas. Este proceso no se encuentra modulado por la TCF_{PC} .

Predicción: la ER_{TCF} ($NGP TCF_{PC}^{-1}$) de las plantas dominadas bajo estrés sería menor a lo predicho por la función construida a partir de la ER potencial (i.e. función de frontera).

1.6. Experimentos realizados para cumplir con los objetivos

Esta tesis contiene tres capítulos experimentales. En el primer capítulo de resultados (Capítulo 2) se analiza los efectos combinados del N y la densidad de siembra sobre la dinámica poblacional de la variabilidad en el crecimiento de las plantas de dos híbridos de maíz con diferente tolerancia a la densidad. Se establecieron relaciones funcionales entre el crecimiento de las plantas en diferentes etapas del ciclo y entre el NGP y la TCE_{PC} . En el Capítulo 3 se profundiza la interpretación de los resultados del capítulo anterior a través del estudio conjunto del crecimiento y el desarrollo reproductivo de las plantas del stand con especial énfasis en los individuos dominados y dominantes, estableciéndose las fuentes de pérdidas en la fijación de granos. En el Capítulo 4 se analiza los efectos combinados de la oferta de agua y la

densidad de siembra sobre la variabilidad poblacional del crecimiento y desarrollo reproductivo de las plantas. Al igual que en los capítulos anteriores, se establecieron relaciones funcionales entre las variables del crecimiento y el desarrollo de las plantas y se analizaron las distintas fuentes de reducción del NGP identificando las jerarquías extremas de plantas de cada población. Finalmente, en el Capítulo 5 se realiza la confrontación de las hipótesis, se discute el alcance de los resultados obtenidos en esta tesis y su posible aplicación en investigaciones futuras.

Capítulo 2

Competencia por recursos entre plantas de maíz creciendo en condiciones contrastantes de densidad de siembra y disponibilidades de nitrógeno: variabilidad en el crecimiento de la planta y de la espiga¹

¹El contenido de este capítulo fue publicado en Rossini, M.A., Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2011. Inter-plant competition for resources in maize crops grown under contrasting nitrogen supply and density: variability in plant and ear growth. Field Crops Res. 121, 373-380.

2.1. Introducción

La estrecha relación entre la tasa de crecimiento de la planta durante el período reproductivo temprano (TCP_{RT} , i.e. desde V_7 a V_{13}) y la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) (Pagano y Maddonni, 2007) sustenta la idea de un efecto condicionante del crecimiento de las plantas en etapas tempranas sobre el comportamiento de las mismas al inicio del período crítico, y el efecto consecuente en la partición de biomasa hacia la espiga y su destino reproductivo final (Borrás et al., 2007). Sin embargo, la relación entre la TCP_{PC} y la TCP_{RT} fue débil para datos obtenidos en altos regímenes de radiación (e.g. raleos) establecidos al comienzo de la activa elongación del tallo (desde V_9 en adelante), debido al crecimiento compensatorio experimentado por las plantas en la etapa subsiguiente (Pagano y Maddonni, 2007). Esta respuesta, detectada en ausencia de deficiencias de N, indica que la competencia entre plantas de un cultivo por el recurso luz es *asimétrica* (Casper y Jackson, 1997; Berntson y Wayne, 2000); i.e. la captura de luz por unidad de área foliar es mayor en los individuos dominantes que en los dominados del stand. La competencia por N, por el contrario, ha sido descrita como *simétrica*; i.e. la captura de N por unidad de longitud de raíz no difiere entre las mencionadas jerarquías de plantas (Casper y Jackson, 1997). Consecuentemente, un aumento de la disponibilidad de recursos debería permitir una recuperación diferencial del crecimiento entre individuos (e.g. dominados > dominantes) en el caso de un estrés que cause una respuesta asimétrica. Contrariamente, una competencia por el recurso del tipo simétrica significaría una recuperación similar entre jerarquías extremas de plantas. El estudio de Pagano y Maddonni (2007) da evidencia para respaldar la primer parte de la hipótesis (i.e. recuperación asimétrica) a través de raleos estratégicos aplicados a cultivos creciendo en densidades supra-óptimas. Actualmente, sin embargo, no hay evidencia para (i) sustentar la segunda parte del análisis (i.e. recuperación simétrica) e (ii) interpretar las respuestas de plantas sujetas a efectos combinados de estreses abióticos (e.g. N y densidad), los cuales son las condiciones más comunes experimentadas por cultivos comerciales. La existencia de variabilidad genotípica para el establecimiento temprano de jerarquías de plantas dentro de un stand (Pagano y Maddonni, 2007) es una restricción para la correcta predicción de las respuestas en estas situaciones. Adicionalmente, en este capítulo se pondrá a prueba si el estrés por N provoca una caída adicional del número de granos por planta (NGP) por unidad de TCP_{PC} debido a efectos sobre (i) la partición de biomasa hacia la espiga (i.e. reducción de la relación entre la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}) y la TCP_{PC}^{-1}), y (ii) la eficiencia reproductiva (ER_{TCE} , i.e. $NGP \cdot TCE_{PC}^{-1}$). Los objetivos de este capítulo fueron (i) caracterizar el crecimiento individual de las plantas dentro de cada stand, (ii) evaluar la variabilidad entre plantas en la TCP_{RT} , la TCP_{PC} , la TCE_{PC} , y el NGP, y (iii) analizar la relación entre los rasgos listados en (ii).

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Diseño experimental y tratamientos

Se realizaron experimentos a campo durante las estaciones de crecimiento 2006-2007 (Exp. 1) y 2007-2008 (Exp. 2) en la Estación Experimental del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) localizada en Pergamino (33°56'S, 60°34'O), sobre un suelo arcillo limoso (Argiudol típico). La capa superior del suelo (0-40 cm) tenía al momento de la siembra un contenido de materia orgánica de ca. 23 g kg⁻¹, un contenido de P mineral de ca. 115 mg kg⁻¹, y N-NO₃ de ca. 14 g kg⁻¹. Se utilizaron dos híbridos clasificados *a priori* como contrastantes por la estabilidad de su rendimiento en

respuesta al ambiente (Pagano y Maddonni, 2007): el intolerante AX877 CL- MG (de aquí en más AX877) y el tolerante AX820 CL- MG (de aquí en más AX820). Cada híbrido fue cultivado en dos (Exp. 1) o tres (Exp. 2) densidades de plantas (D_n) y dos niveles de nitrógeno (N_n). Las densidades de siembra fueron de 6 (D_6 ; sólo en el Exp. 2), 9 (D_9) y 12 (D_{12}) plantas m^{-2} . Las dosis de N fueron un testigo sin fertilizar (N_0) y 200 kg de $N\ ha^{-1}$ (N_{200}) añadido en forma de urea en V_6 , estado del cultivo a partir de la cual se estabiliza la variabilidad poblacional del crecimiento de las plantas (Maddonni y Otegui, 2004; Pagano y Maddonni, 2007).

Los tratamientos se distribuyeron en un diseño de parcelas divididas con tres repeticiones, con los niveles de N en la parcela principal y todas las combinaciones Híbrido \times Densidad en la sub-parcelas (en adelante denominadas parcelas). Las parcelas consistieron de seis surcos de 18 m de longitud distanciadas a 0.7 m. La siembra se realizó de forma manual el 20 (Exp. 1) o 22 de octubre (Exp. 2) con 3-4 semillas por posición. Las parcelas fueron raleadas durante la fase heterotrófica (i.e. previo a V_3 ; Pommel, 1990) para dejar una planta por posición. Todos los experimentos se mantuvieron libres de malezas por medio de productos químicos (4 L ha^{-1} de atrazina 0.5 ia y 2 L ha^{-1} de acetoclor 0.9 ia) y posteriores carpidas manuales. Por medio de riegos complementarios se mantuvo el contenido de agua del suelo cercano a capacidad de campo. El programa de riego (tiempo y cantidad de agua) fue determinado a partir de registros diarios de precipitaciones y de valores estimados de evapotranspiración del cultivo. Durante todo el ciclo del cultivo se registraron diariamente las temperaturas máximas y mínimas en una estación meteorológica ubicada a 500 m del ensayo aproximadamente para realizar el cómputo del tiempo térmico (TT) desde la siembra en adelante (temperatura base de 8 °C, Ritchie y NeSmith, 1991).

2.2.2. Eventos fenológicos y estimación de la biomasa de la planta

En el estado de V_3 se marcaron en cada parcela un total de 10 (Exp. 1) o 12 (Exp. 2) plantas consecutivas de similar tamaño (estimación visual). Se registraron semanalmente los estados vegetativos (V_n) y reproductivos (R_n) para todas las plantas marcadas (Ritchie y Hanway, 1982), incluyendo las fechas de R_1 y antesis. La biomasa de la planta fue estimada semanalmente entre V_3 y $R_1 + 15$ días (R_2), por medio de modelos alométricos basados en mediciones morfométricas no destructivas.

Para cada híbrido, se recolectaron semanalmente 15-20 plantas de todos los tratamientos de densidad y N para la construcción de los mencionados modelos (Maddonni y Otegui, 2004; Pagano y Maddonni, 2007), basados en relaciones establecidas entre las mediciones morfométricas y la biomasa de la planta (en g). Las mediciones incluyeron diámetro de la base del tallo (valores mínimo y máximo), altura de la planta desde el nivel del suelo hasta la lígula de la última hoja expandida, y máximo diámetro de la espiga (apical y subapical, cuando están presentes). Las relaciones incluyeron (i) el volumen del tallo (en cm^3) y la biomasa de la planta (la espiga excluida en R_2), y (ii) el máximo diámetro de la espiga (en mm) y la biomasa de la espiga (en R_1 y R_2). El volumen del tallo fue obtenido de una fórmula cilíndrica, utilizando para su cómputo el diámetro promedio del tallo y la altura de la planta. Se ajustó una relación bilineal para la etapa previa a R_1 (Ecuaciones 2.1 y 2.2), y una lineal para R_2 (Ecuación 2.3). La biomasa de la espiga (en g) fue estimada por medio de un modelo exponencial (Ecuación 2.4).

$$\text{Biomasa de la planta} = a \text{ Vol, para Vol} \leq b \quad (2.1)$$

$$\text{Biomasa de la planta} = a b + c (\text{Vol} - b), \text{ para Vol} > b \quad (2.2)$$

$$\text{Biomasa de la planta} = d + e \text{ Vol} \quad (2.3)$$

$$\text{Biomasa de la espiga} = f \exp^{(g D)} \quad (2.4)$$

donde a, b, c, d, e, f y g son parámetros de los modelos, Vol es el volumen del tallo (en cm^3), y D es el máximo diámetro de la espiga. Los parámetros de los modelos son listados en el Cuadro 2.1.

Cuadro 2.1.

Parámetros de los modelos ajustados utilizados para estimar: (i) biomasa de la planta durante el período previo a R_1 (V_3-R_1) y 15 días después de R_1 (R_2), y (ii) biomasa de la espiga en R_1 y 15 días después de R_1 (R_2). Se indica el coeficiente de determinación (r^2) y el número de datos (n). Diferentes letras dentro de un columna indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre híbridos y experimentos.

Experimento	Híbrido	Estimación de la biomasa de la planta						
		V_3-R_1				R_2		
		a	b	c	r^2, n	d	e	r^2, n
Exp. 1	AX820	0.18 a	152.2 b	0.107 a	0.97, 121	22.7 b	0.079 c	0.95, 100
	AX877	0.18 a	138.8 b	0.095 a	0.97, 134	19.6 b	0.088 c	0.93, 89
Exp. 2	AX820	0.20 a	373.8 a	0.094 a	0.98, 149	32.5 a	0.122 b	0.88, 90
	AX877	0.19 a	647.7 a	0.136 a	0.96, 171	17.7 b	0.177 a	0.94, 89
		Estimación de la biomasa de la espiga						
		R_1-R_2						
		f	g	r^2, n				
Exp. 1+Exp. 2	AX820	0.65 a	0.089 a	0.92, 209				
Exp. 1+Exp. 2	AX877	0.60 a	0.093 a	0.89, 312				

Las variables morfométricas fueron registradas para cada planta marcada en cada fecha de muestreo, y la biomasa de la planta fue estimada por medio de los modelos descritos. Todas las plantas marcadas fueron cosechadas a madurez fisiológica (R_6) para la determinación de la biomasa individual. Se contabilizó el número de espigas granadas (i.e. prolificidad), y una planta fue considerada estéril cuando ésta tuvo menos de diez granos. Las espigas fueron cosechadas a mano y los granos fueron pesados para el cómputo del rendimiento. Se contabilizó el número de granos separadamente para cada espiga apical y subapical (cuando ésta está presente), y se obtuvo el NGP. La evolución de la biomasa de la planta (estimada entre V_3 y R_2 , y observada en R_6) fue presentada en base al TT.

2.2.3. Análisis de datos

Las tasas de crecimiento de la planta y de la espiga se estimaron a través de la pendiente de la regresión lineal ajustada a la evolución de la biomasa de la planta o la biomasa de la espiga apical en función del tiempo (en g d^{-1}). La primera fue evaluada para un sub-período antes de R_1 , identificado como reproductivo temprano (TCP_{RT} , entre V_7 y V_{12}). La última fue computada para el período crítico (TCE_{PC}), y estuvo basada en tres datos para cada planta: (i) biomasa de espiga = 0 a los 227 °Cd antes de R_1 (Otegui y Bonhomme, 1998), (ii) la biomasa estimada de la espiga a R_1 , y (iii) la biomasa estimada a R_2 . Similarmente, la biomasa de la planta estimada a R_1 -15 días, R_1 y R_2 fue utilizada para el cómputo de la TCP_{PC} .

La partición de biomasa hacia la espiga (IP: índice de partición) para cada planta marcada se estimó mediante el cociente entre la TCE_{PC} y la TCP_{PC} .

Para todo el conjunto de datos, el NGP se relacionó a la TCE_{PC} por medio de una función hiperbólica (Vega et al., 2001a) del tipo descrito en la Ecuación 2.5.

$$NGP = \frac{h(TCE_{PC} - TCE_{PCU})}{1 + i(TCE_{PC} - TCE_{PCU})} \quad (2.5)$$

donde h es la pendiente inicial, TCE_{PCU} es el umbral de TCE_{PC} para $NGP = 0$ e i es el grado de curvilinearidad a altas TCE_{PC} .

El efecto de los tratamientos (i.e. niveles de N y densidades de 9 y 12 plantas m^{-2}) y sus interacciones fueron evaluados a través de los experimentos para todos los rasgos descritos mediante un ANVA. El Experimento fue considerado una variable aleatoria y el N, la Densidad e Híbrido fueron variables fijas. Todo el conjunto de datos (incluyendo D_6) fue utilizado para testear las relaciones entre variables por medio de TBLCURVE (Jandel, 1992). El coeficiente de variación (CV; en %) fue computado a nivel de parcela para todos los rasgos, y su respuesta a los tratamientos y las interacciones fueron analizados mediante un ANVA. Se utilizó un intervalo de confianza de 95 % para estimar diferencias significativas entre híbridos en los parámetros de la función hiperbólica.

2.3. Resultados

2.3.1. Biomasa de la planta

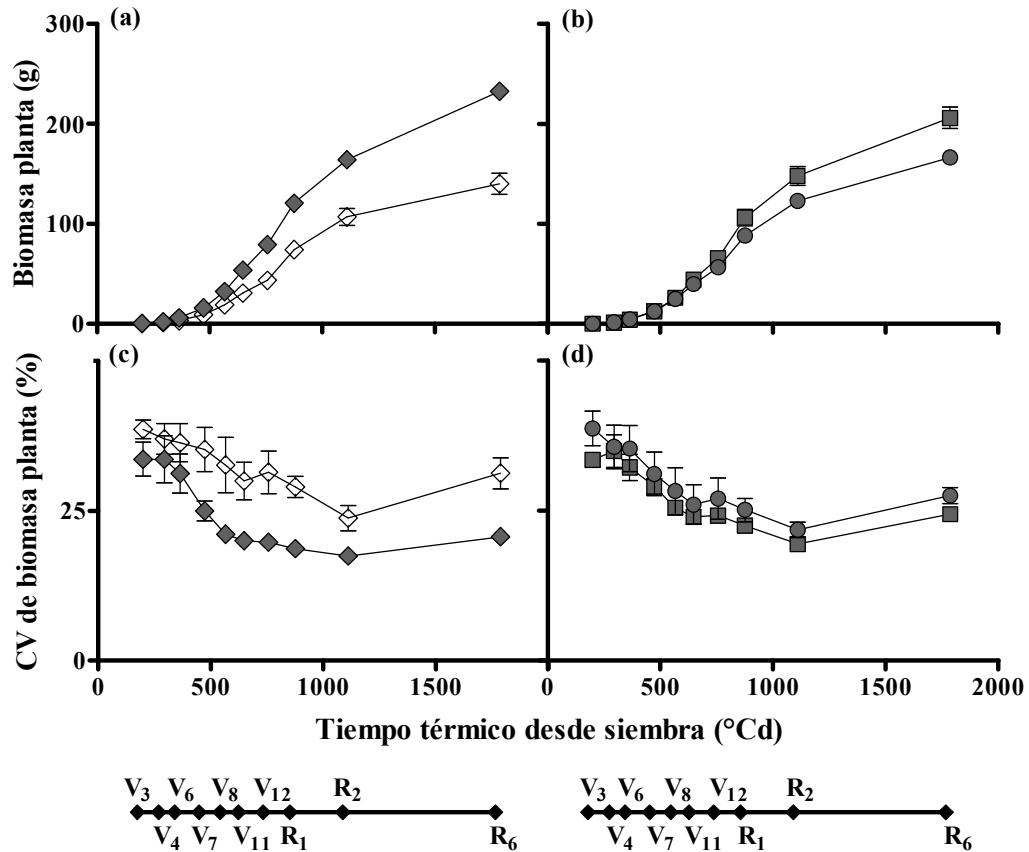
No se detectaron diferencias entre años, pero la menor disponibilidad de N causó una disminución de la biomasa promedio de las plantas (Figura 2.1a), la cual fue significativa ($P < 0.01$) desde V_8 en adelante (Cuadro 6.1, Anexo). El estrés por N causó una disminución de ca. 40 % en la biomasa final (R_6). La reducción de la biomasa de la planta en respuesta al incremento de la densidad comenzó en V_{12} ($P < 0.05$). La biomasa final (R_6) disminuyó en un 19 % en respuesta al aumento de la densidad de D_9 a D_{12} (Figura 2.1b). Se detectó una interacción $N \times$ Densidad ($0.05 < P < 0.10$) para la biomasa de la planta en R_2 y R_6 , siendo en D_9 mayor que en D_{12} sólo en los tratamientos de N_{200} , mientras que no se registraron diferencias entre densidades en las parcelas no fertilizadas (Cuadro 6.1, Anexo). Ambos híbridos exhibieron similar biomasa a lo largo del ciclo.

El CV de la biomasa por planta disminuyó desde V_3 (comenzando con valores de 36 %) hasta V_8 (Figuras 2.1c y d), momento en el cual se estabilizó en los valores más bajos (27 %). El CV de la biomasa fue marcadamente afectado por la disponibilidad de N (Cuadro 6.2, Anexo), detectándose diferencias entre tratamientos de N desde V_7 en adelante (Figura 2.1c; Cuadro 6.2, Anexo). Contrariamente, la densidad no modificó este rasgo (Figura 2.1d; Cuadro 6.2, Anexo).

Se detectó una interacción significativa $N \times$ Híbrido \times Densidad para el CV de la biomasa de la planta en R_2 y R_6 ($P < 0.05$; Cuadro 6.2, Anexo). En el AX877 en R_2 , se observaron diferencias en este rasgo entre niveles de N en D_{12} y entre densidades sólo en N_0 (CV de 24 % y 32 % para D_9 y D_{12} , respectivamente). Esta tendencia permaneció hasta R_6 para el híbrido AX877, pero las diferencias fueron sólo significativas entre niveles de N en D_{12} (Cuadro 6.2, Anexo). En el AX820 se detectaron diferencias entre niveles de N en el CV de la biomasa en R_6 en D_9 .

Figura 2.1.

Evolución de la biomasa de la planta (a y b) y del coeficiente de variación (CV) de la biomasa de la planta (c y d). Diamantes vacíos y grises pertenecen a tratamientos de N_0 y N_{200} , respectivamente. Cuadrados y círculos corresponden a D_9 y D_{12} , respectivamente. Los estados ontogénicos del cultivo son detallados debajo de cada figura. Los datos de biomasa, CV y estados ontogénicos corresponden al promedio de ambos híbridos durante ambos experimentos.



2.3.2. Tasa de crecimiento de la planta, partición de biomasa durante el período crítico, tasa de crecimiento de la espiga y número de granos

En ambas estaciones de crecimiento, la baja disponibilidad de N y el incremento de la densidad redujeron la TCP_{RT} , la TCP_{PC} , la TCE_{PC} y el NGP (Cuadro 2.2). Los híbridos estudiados exhibieron similares TCPs para todos los períodos bajo análisis (reproductivo temprano y crítico), pero una interacción significativa Experimento \times Híbrido indicó que (i) la TCP_{RT} fue mayor en el Exp. 1 que en el Exp. 2 para el AX877, y (ii) la TCP_{PC} fue mayor en el Exp. 1 que en el Exp. 2 para el AX820. El efecto negativo del incremento de la densidad para la TCP_{RT} y la TCP_{PC} sólo se manifestó en alta disponibilidad de N ($P < 0.10$ para la interacción N \times Densidad).

Cuadro 2.2.

Valores medios y ANVA de la tasa de crecimiento de la planta en el período reproductivo temprano (TCP_{RT}), durante el período crítico (TCP_{PC}), la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}), el índice de partición(IP), el número de granos por planta (NGP) y sus coeficientes de variación (CV).

Híbrido	Densidad pl m ⁻²	N	TCP _{RT} g d ⁻¹	TCP _{PC} g d ⁻¹	TCE _{PC} g d ⁻¹	IP	NGP	CV (%)				
								TCP _{RT}	TCP _{PC}	TCE _{PC}	IP	NGP
AX820	9	0	1.75	2.56	1.09	0.35	335	26.9	20.4	31.8	13.9	25.4
		200	3.16	4.05	1.78	0.39	499	15.5	17.3	23.6	12.3	13.4
	12	0	1.56	2.21	0.90	0.35	310	32.1	23.5	36.4	15.9	28.4
		200	2.69	3.08	1.32	0.38	418	18.8	23.4	36.7	22.3	22.4
AX877	9	0	1.82	2.40	0.78	0.31	359	29.0	27.7	32.4	17.1	38.4
		200	3.75	4.20	1.34	0.30	534	25.6	24.8	29.3	19.0	26.1
	12	0	1.61	2.03	0.63	0.29	276	37.2	34.4	47.1	25.8	64.7
		200	2.82	3.02	0.97	0.30	446	19.2	22.5	28.5	22.5	25.3

Nivel de significancia de los efectos principales e interacciones												
Experimento (E)						*						
Nitrógeno (N)		**	**	*			**	*	†	*		*
Híbrido (H)				**	***			†	**		†	***
Densidad (D)		**	***	**			**		†	***	*	*
E × N											†	
E × H		†	**	**	***							
N × H										†		†
N × D		†	†									
E × N × H					*							
E × N × D												†
N × H × D									**			†

†, *, **, *** representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente para los factores principales e interacciones significativas. Sólo se presentan las interacciones significativas.

Se detectó una relación positiva y significativa ($P < 0.001$) entre la TCP_{PC} y la TCP_{RT} ($r^2 = 0.68$) para todo el conjunto de datos, la cual se mantuvo ($P < 0.001$) para todos los tratamientos. Para el AX820 (Figura 2.2a), los valores de r^2 fueron mayores para baja ($r^2 = 0.68$) que para alta disponibilidad de N ($r^2 = 0.34$). Aunque esta tendencia fue similar para AX877 (Figura 2.2b), los valores de r^2 fueron siempre más altos ($r^2 = 0.82$ en N_0 y $r^2 = 0.63$ en N_{200}) que para AX820.

El índice de partición (IP) no fue afectado por la menor disponibilidad de N ni por la alta densidad de plantas, pero difirió entre híbridos (Cuadro 2.2 y Figuras 2.2c y d). Así, se pudo establecer una relación significativa para cada híbrido ($P < 0.001$) entre la TCE_{PC} y la TCP_{PC} para ambos experimentos ($TCE_{PC} = -0.39 + 0.55 TCP_{PC}$, $r^2 = 0.90$ para AX820; $TCE_{PC} = 0.08 + 0.30 TCP_{PC}$, $r^2 = 0.80$ para AX877). El híbrido AX877 presentó siempre la menor TCE_{PC} debido al menor IP. El NGP final, sin embargo, no difirió entre híbridos (Cuadro 2.2). No se registraron plantas estériles en el híbrido AX820, pero se detectó un 5 % de este tipo de plantas (17 plantas con menos de 10 granos) en el AX877. Para ambos híbridos, no se registraron plantas con más de 1 espiga.

La variabilidad de los rasgos analizados fue afectada por los tratamientos (Cuadro 2.2). El CV de la TCP_{RT} , la TCP_{PC} , la TCE_{PC} y del NGP aumentó ($0.05 < P < 0.10$) como consecuencia de la menor disponibilidad de N. La alta densidad provocó un aumento del CV de la TCP_{PC} , del IP, de la TCE_{PC} y del NGP ($0.001 < P < 0.10$; Cuadro 2.2). El CV de la TCP_{RT} , la TCP_{PC} , el IP y del NGP fue mayor para el híbrido AX877 en D_{12} . El CV del NGP aumentó por efecto de la baja disponibilidad de N en el AX877 en D_9 y D_{12} , y sólo en D_9 para el AX820.

2.3.3. Respuesta del NGP a la TCE_{PC}

Las variaciones del NGP fueron explicadas por la TCE_{PC} a través de una función curvilínea ($r^2 \geq 0.70$, Cuadro 2.3 y Figuras 2.2e y f), la cual capturó la variabilidad entre plantas en todos los tratamientos y experimentos. Se ajustó una función común para los datos de AX820 debido a que los parámetros no fueron afectados por los tratamientos. Contrariamente, para el AX877, la TCE_{PCU} , la pendiente inicial (h) y la curvatura (i) fueron mayores para N_{200} que para N_0 .

Las diferencias entre híbridos permanecieron para la relación entre los CVs de los rasgos analizados. El aumento de la variabilidad en la TCE_{PC} promovida por el estrés nitrogenado causó un mayor incremento de la variabilidad del NGP para el híbrido AX877 ($CV\ NGP = -23.18 + 1.75 CV\ TCE_{PC}$, $r^2 = 0.51$, $P < 0.001$) que para el híbrido AX820 ($CV\ NGP = 6.01 + 0.45 CV\ TCE_{PC}$, $r^2 = 0.19$, $P < 0.01$), principalmente en las condiciones de estrés por N.

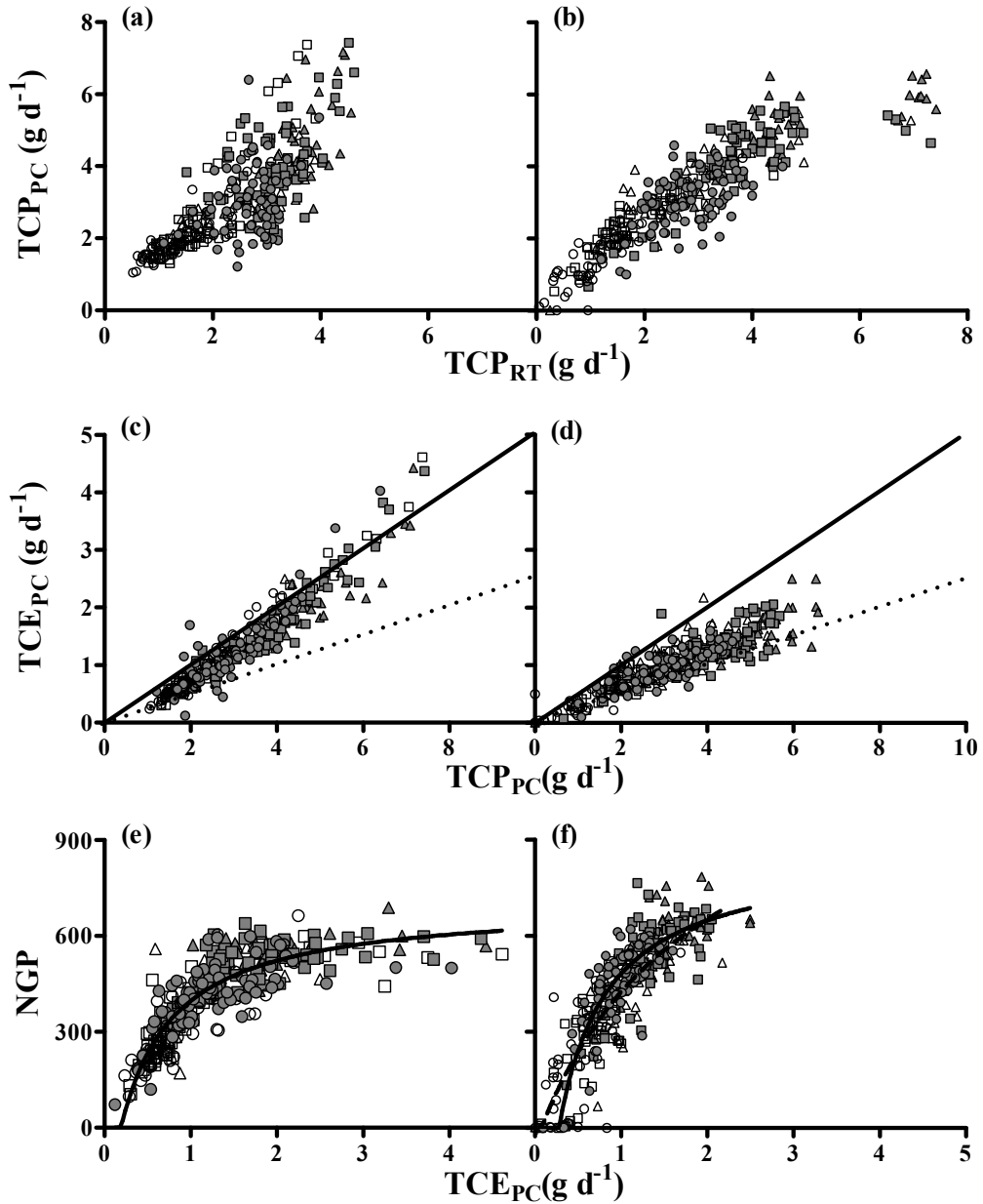
Cuadro 2.3.

Parámetros de los modelos ajustados al conjunto de datos del número de granos por planta (NGP) en función de la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}). Se adjunta el coeficiente de determinación (r^2), los valores de los parámetros y el número de plantas utilizadas (n). Diferentes letras dentro de una columna indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos.

Híbrido	Nitrógeno	NGP vs. TCE _{PC}			
		Parámetros de los modelos			
		h (gr g ⁻¹ d ⁻¹)	TCE _{PCU} (g pl ⁻¹ d ⁻¹)	i (gr g ⁻¹ d ⁻¹)	r^2, n
AX820	N ₀ +N ₂₀₀	1123 a	0.19 a	1.60 a	0.76, 334
AX877	N ₀	680.4 b	0.07 b	0.52 b	0.70, 167
	N ₂₀₀	1513 a	0.28 a	1.70 a	0.70, 168

Figura 2.2.

Relaciones entre la tasa de crecimiento de la planta durante el período reproductivo temprano (TCP_{RT}) y la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) (a y b), la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}) y la TCP_{PC} (c y d), y el número de granos por planta (NGP) y la TCE_{PC} (d y e) de AX820 (a, c y e) y de AX877 (b, d y f).



Símbolos: vacíos (N_0) y grises (N_{200}); triángulos (D_6), cuadrados (D_9); y círculos (D_{12}). Los datos corresponden a los Exp. 1 y 2. Las líneas en (c) y (d) representan las relaciones 0.50 (sólida) y 0.25 (punteada) entre la TCE_{PC} y la TCP_{PC} (i.e. IP). Para AX820 en (e): $NGP = 1123 (TCE_{PC} - 0.19) / (1 + 1.6 (TCE_{PC} - 0.19))$ ($r^2 = 0.76$, $n = 334$; $P < 0.01$). Para AX877 N_0 (línea punteada) en (f): $NGP = 680.4 (TCE_{PC} - 0.07) / (1 + 0.52 (TCE_{PC} - 0.07))$ ($r^2 = 0.70$, $n = 167$; $P < 0.01$); para AX877 N_{200} (línea llena) en (f): $NGP = 1513 (TCE_{PC} - 0.28) / (1 + 1.7 (TCE_{PC} - 0.28))$ ($r^2 = 0.70$, $n = 168$; $P < 0.01$). Los ajustes pertenecen a las ecuaciones del Cuadro 2.3.

2.4. Discusión

En el presente capítulo se han estudiado las respuestas de las plantas de maíz a diferentes densidades de siembra (óptima y supra-óptima) y disponibilidades contrastantes de N (parcelas fertilizadas y no fertilizadas), utilizando dos híbridos comerciales de similar época de liberación pero de diferente tolerancia a la alta densidad. Las respuestas de las plantas fueron evaluadas desde el comienzo de la fase autotrófica en V₃ (Pommel, 1990) hasta la cosecha final en R₆ realizando un enfoque a nivel de planta individual (i.e. los datos representan la variabilidad poblacional). En ambos experimentos, los estreses de N y alta densidad causaron la esperada reducción de biomasa por planta con respecto al control sin estrés (Maddonni y Otegui, 2004; Pagano y Maddonni, 2007; Boomsma et al., 2009), pero la respuesta a la deficiencia de N precedió (comienzo en V₈) a la observada por la reducción de radiación por planta (comienzo en V₁₂). El efecto temprano del estrés por N en la producción de biomasa de la planta probablemente derivó de una menor área foliar de la misma (McCullough et al., 1994a y b; Uhart y Andrade, 1995a; Boomsma et al., 2009) y una menor intercepción de luz (Jones y Kiniry, 1986; Gallo et al., 1993). Esto indica que esta restricción anticipó a los efectos negativos sobre estos rasgos causados por el sombreo mutuo debido al aumento de la densidad (Kiniry y Kniewel, 1995; Pagano y Maddonni, 2007). Sin embargo, esta respuesta podría ser revertida mediante densidades de siembra más contrastantes (e.g. poblaciones de plantas sub-óptimas vs. supra-óptimas; Maddonni et al., 2001) combinadas con una deficiencia de N menos intensa (Uhart y Andrade, 1995a).

El análisis temporal de la variabilidad entre plantas, cuantificado mediante la evolución del CV de la biomasa de la planta (Edmeades y Daynard, 1979), reveló que la variabilidad natural al comienzo del ciclo del cultivo fue levemente mayor que en estudios previos (Maddonni y Otegui, 2004; Pagano y Maddonni, 2007). Esta condición fue probablemente debida a una distribución asimétrica del nivel de N inicial del suelo en todo el sitio experimental (i.e. mayor variabilidad de la disponibilidad de N del suelo). Los altos valores de CV computados para las parcelas N₀ antes del comienzo de la competencia por luz debida al sombreo mutuo (i.e. índice de área foliar < 1; Smith, 1986) sustenta la hipótesis de “competencia simétrica” asignada para la adquisición de recursos del suelo, debido a que el crecimiento de las plantas expuestas a zonas de bajo N fue menor que el crecimiento de aquellas expuestas a zonas de alto N. La fertilización en V₆, causó un incremento en la biomasa de las plantas (Boomsma et al., 2009), pero también una disminución pronunciada en el CV de este rasgo, comparado a las parcelas no fertilizadas. Esta respuesta claramente reveló la capacidad de la mejora en la disponibilidad de N para atenuar la variación inicial entre plantas, la cual se traduce en rendimientos por unidad de área superiores (Tollenaar y Wu, 1999). La drástica reducción de la variabilidad luego de la fertilización indica que desde muy temprano en el ciclo los individuos dominados no se encuentran afectados permanentemente en su capacidad para la captura de recursos pudiendo recuperar su crecimiento. Este tipo de planta sería la responsable de la homogeneización del crecimiento entre individuos a lo largo del ciclo (Vega y Sadras, 2003). Adicionalmente, este resultado sugiere que la capacidad de las plantas de adquirir recursos del suelo puede ser un rasgo dinámico y no uno constitutivo, fuertemente dependiente del momento del ciclo en el cual ocurre el cambio en la disponibilidad de recursos (Kira et al., 1953). La aproximación experimental para testear estas hipótesis debería garantizar (i) una oferta de recursos homogénea, especialmente a bajos niveles de recurso (e.g. comparable a la obtenida por medio del sombreo para el caso de la luz), y (ii) la evaluación de posibles diferencias en la adquisición de recursos del suelo entre plantas dominadas y dominantes debido a una

interferencia de su sistema radical. Esta aproximación no parece viable a nivel de cultivo, excepto por medio de manipulaciones extremadamente drásticas del suelo (Uhart y Andrade, 1995a) y de la planta (e.g. sistemas radicales divididos; Satorre y Snaydon, 1992).

Una respuesta temprana de las plantas de maíz a la presencia de vecinos es el aumento en la partición de biomasa hacia órganos aéreos (i.e. mayor relación tallo/raíz) (Kasperbauer y Karlen, 1994) existiendo diferencias genotípicas en la elongación del tallo en respuesta a plantas vecinas (Maddonni et al., 2002). La menor asignación de asimilados a las raíces puede limitar la capacidad competitiva de la planta para capturar recursos del suelo (Rajcan y Swanton, 2001). En este contexto, debería esperarse una mayor variabilidad poblacional del crecimiento en parcelas sin fertilizar que en aquellas fertilizadas. Esta respuesta sería más evidente en híbridos más reactivos a la presencia de vecinos. Basados en este razonamiento, las condiciones ambientales experimentadas tempranamente en el ciclo (observadas en la TCP_{RT}) impactarán en mayor medida sobre el crecimiento de la planta en etapas posteriores (observadas en la TCP_{PC}) en ambientes de baja disponibilidad de N. Esta tendencia fue claramente observada en la presente investigación, evidenciada por la estrecha relación entre la TCP_{PC} y la TCP_{RT} del híbrido intolerante. Este resultado refuerza hallazgos previos de tratamientos de raleos impuestos al comienzo del período reproductivo temprano (Pagano y Maddonni, 2007). Los mismos disminuyeron la variabilidad entre plantas del híbrido intolerante e incrementaron la TCP_{PC} con la consecuente reducción en la relación (i.e. menor r^2) entre la TCP_{PC} y la TCP_{RT} . Conjuntamente, estudios previos (Pagano y Maddonni, 2007) y actuales apoyan la idea de diferentes comportamientos poblacionales en respuesta a la limitación de recursos edáficos y aéreos entre canopeos de híbridos tolerantes e intolerantes. Interesantemente, los resultados de los diferentes híbridos intolerantes incluidos en estos estudios responden al concepto de competencia asimétrica de las hojas por luz y competencia simétrica de las raíces por nutrientes, debido a que el raleo tardío disminuyó la variabilidad temprana entre individuos, mientras que la fertilización tardía no modificó completamente la variabilidad inicial entre las plantas. Por el contrario, el raleo no alteró la baja variabilidad inicial del híbrido tolerante, pero la fertilización al comienzo del período reproductivo temprano desagregó la relación entre la TCP_{PC} y la TCP_{RT} . Así, el híbrido intolerante exhibió un patrón de adquisición de recursos cercano al de una comunidad de diferentes especies, donde la competencia radical afecta indirectamente la competencia total entre individuos debido a la interacciones de competencia raíz-tallo (Lamb et al., 2009). El aumento de la intensidad de competencia de raíces (e.g. ambientes con baja fertilidad del suelo) debe incrementar la competencia asimétrica por luz, por lo que la variabilidad entre plantas en etapas tempranas debería influenciar el desempeño reproductivo final del stand.

Las relaciones entre la TCP_{PC} y la TCP_{RT} , la TCE_{PC} y la TCP_{PC} y entre el CV de la TCE_{PC} y el CV del NGP del híbrido intolerante ilustra el efecto del crecimiento temprano sobre el destino reproductivo final de las plantas. La densidad supra-óptima y la deficiencia de N no desacoplaron el crecimiento vegetativo del reproductivo (i.e. el índice de partición de biomasa estimado de la relación entre la TCE_{PC} y la TCP_{PC}), como previamente fue reportado para algunas combinaciones específicas de Genotipo \times densidad de siembra (Pagano y Maddonni, 2007) o Genotipo \times N (D'Andrea et al., 2006 y 2008). El IP, sin embargo, fue menor y más variable para el híbrido intolerante AX877 que para el tolerante AX820. Este índice representa la fuerza de la espiga como destino de asimilados alrededor de floración, y las diferencias entre híbridos en este rasgo respaldan su distinción como “estable” (AX820) o “inestable” (AX877) en la

respuesta del rendimiento a través de ambientes de competencia intra-específica contrastantes (Echarte et al., 2004; Luque et al., 2006; Pagano y Maddonni 2007). El uso de la TCE_{PC} , sin embargo, no mejoró la capacidad predictiva de la TCP_{PC} para la estimación del NGP (datos no mostrados) en oposición a evidencias previas (Pagano y Maddonni, 2007; D'Andrea et al., 2008). Estas discrepancias pueden estar relacionadas a las respuestas genotipo-dependiente mencionadas, en las cuales se puede afectar la partición de biomasa a la espiga pero también la fijación de granos por unidad de biomasa de espiga (D'Andrea et al., 2006 y 2008). Para el híbrido tolerante, la respuesta del NGP a la TCP_{PC} permaneció independiente del factor limitante para el crecimiento de la planta (N, densidad). Contrariamente, para el híbrido intolerante, el estrés por N no sólo afectó la TCE_{PC} sino también la ER_{TCE} (i.e. la fijación de granos por unidad de TCE_{PC}) estimada por la pendiente inicial de la función ajustada al conjunto de datos del NGP y la TCE_{PC} . Así, la deficiencia de N presentó un efecto negativo adicional sobre la fijación de granos, más allá de la reducción en el crecimiento de la planta (D'Andrea et al., 2008).

Los resultados de este Capítulo no permitieron rechazar la Hipótesis 1 de la tesis referente al estrés nitrogenado, debido a que el estrés por N incrementó la variabilidad poblacional del crecimiento de las plantas del stand. Sin embargo su predicción se cumplió parcialmente, debido a que el aumento de la disponibilidad de N a través de la fertilización atenuó dicha variabilidad y a que el híbrido intolerante no presentó la mayor reducción en la variabilidad poblacional del crecimiento ante la fertilización, dada la estrecha relación entre la TCP_{PC} y la TCP_{RT} . Adicionalmente, parte de la Hipótesis 3 no fue rechazada, ya que el estrés de N provocó una caída adicional del NGP por unidad de TCP_{PC} debido a una caída de la ER_{TCE} ($NGP \ TCE_{PC}^{-1}$). Esta respuesta sólo se manifestó en el híbrido intolerante.

2.5. Conclusiones

Este trabajo claramente reveló la capacidad de la mejora de la oferta de N sobre la atenuación de la variabilidad inicial entre plantas de híbridos de maíz con diferente tolerancia a la competencia intra-específica. La fertilización nitrogenada redujo la variabilidad inicial entre plantas del híbrido tolerante (AX820), pero no modificó completamente la variabilidad inicial del híbrido intolerante (AX877). La estrecha relación entre la TCP_{PC} y la TCP_{RT} en el AX877, aún en alta disponibilidad de N, sugiere que la competencia por los recursos del suelo es simétrica. Adicionalmente, el estrés por N no sólo afectó la TCE_{PC} sino también la ER_{TCE} (i.e. el NGP por unidad de TCE_{PC}) del AX877. Este efecto fue claramente demostrado por la relación positiva entre los CVs de la TCE_{PC} y del NGP en condiciones de estrés.

Capítulo 3

Variabilidad poblacional en cultivos de maíz creciendo en combinaciones contrastantes de disponibilidad de N y densidades de plantas: conexiones entre el desarrollo, el crecimiento y la fijación de granos¹

¹El contenido de este capítulo fue publicado en Rossini, M.A., Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2012. Inter-plant variability in maize crops grown under contrasting N \times stand density combinations: Links between development, growth and kernel set. Field Crops Res. 133, 90-100.

3.1. Introducción

Ante niveles contrastantes de N, las diferencias genotípicas en la respuesta del número de granos por planta (NGP) a la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) pueden ser atribuibles a los efectos del nutriente sobre la partición de biomasa hacia la espiga (D'Andrea et al., 2008). Contrariamente, en el Capítulo 2 no se hallaron alteraciones en la partición a causa de la condición deficitaria de N, evidenciada por la estrecha relación entre la TCP_{PC} y la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}). Sin embargo se encontró variabilidad genotípica en la respuesta del NGP en función de la TCE_{PC} . El híbrido tolerante AX820 exhibió una relación única, independientemente del origen de la variación de la TCE_{PC} (densidades de siembra, disponibilidades de N). Por el contrario, para el híbrido AX877 se establecieron dos relaciones diferentes en función de la condición de N. Para este híbrido la fijación de granos resultó menor en condiciones deficitarias de N, para un mismo rango de TCE_{PC} que el tratamiento fertilizado, indicando una menor eficiencia reproductiva (ER_{TCE} , $NGP \ TCE_{PC}^{-1}$). Ciertos atributos a nivel de planta individual podrían dar una explicación de la menor ER_{TCE} de un híbrido de maíz ante condiciones de estrés de N, como un menor grado de desarrollo floral alcanzado al momento de la floración (i.e. el NGP estaría condicionado por el número de flores completamente desarrolladas por espiga, NFPE), una mayor asincronía en la emergencia de los estigmas de una misma espiga (i.e. limitaciones en el momento de polinización o fallas en la polinización), y/o un mayor aborto de flores polinizadas (i.e. limitaciones metabólicas).

La información hasta el momento disponible ilustra sobre la dinámica general de la floración (i.e. anthesis y R_I) de plantas dominadas y dominantes (Borrás et al., 2009). Sin embargo, (i) sólo un caso documenta la causa de tal comportamiento en función del desarrollo floral temprano y sus efectos en el NGP final (Pagano et al., 2007), y (ii) en ningún caso se analiza la relación del desarrollo con el factor condicionante de la categorización de las plantas, i.e. el tipo de recurso limitante (aéreo o edáfico) y la mayor o menor simetría posible entre las plantas de un stand para su adquisición (Capítulo 2; Caviglia y Melchiori, 2011). El análisis de la variabilidad poblacional en el desarrollo reproductivo permitirá mejorar el entendimiento de los procesos que controlan la variación en la ER_{TCE} entre genotipos, la cual fue documentada para dos híbridos de maíz creciendo en condiciones contrastantes de disponibilidad de N (Capítulo 2). El objetivo del presente capítulo fue analizar si la menor ER_{TCE} del híbrido AX877 en situaciones deficitarias de N, encontrada en el Capítulo 2, se debe a un efecto del nutriente sobre (i) el NFPE; (ii) el número de estigmas expuestos por espiga (NEEE) y/o (iii) el aborto de granos, con intensidad variable según la jerarquía de planta. Se espera que la menor ER_{TCE} del AX877 bajo estrés por N sea debida a un aumento del aborto de flores polinizadas, predominantemente en las plantas más suprimidas del stand (individuos dominados).

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Diseño experimental y tratamientos

En el presente capítulo se incluyen datos provenientes de los Exp. 1 y Exp. 2. El diseño experimental y los tratamientos impuestos fueron detallados en el Capítulo 2.

3.2.2. Tasa de crecimiento de la planta y de la espiga

Los datos de la tasa de crecimiento de la planta durante el período reproductivo temprano (TCP_{RT}, i.e. desde V₇ a V₁₃), la TCP_{PC} y la TCE_{PC} provienen de las plantas marcadas para el seguimiento de biomasa de los Exp. 1 y 2 y fueron calculadas según se detalla en el Capítulo 2. La tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}) fue estimada a través del cociente entre la TCE_{PC} y el NFPE (descrito en 3.2.3). La ER_{TCF} (granos d mg⁻¹) fue calculada como el cociente entre el NGP y la TCF_{PC}.

3.2.3. Desarrollo de la espiga

El desarrollo de espiga se analizó desde V₆-V₇ hasta R₁. Para ello, en cada parcela se identificaron seis sitios en V₃ y se marcaron 10 (Exp. 1) o 12 (Exp. 2) plantas sucesivas por sitio. Se muestreó un sitio por semana y las plantas recolectadas fueron medidas alométricamente al momento de muestreo para su posterior estimación de biomasa. Se separó la espiga apical en la cual se contabilizó el número de hileras, el número de espiguillas por hilera (en dos lados opuestos de la espiga) y el grado de desarrollo floral a lo largo de la hilera. El grado de desarrollo floral se observó bajo lupa (6.3–40x, Leica Mz6, McBrain Instruments, Switzerland) y para su clasificación se utilizó una escala cualitativa adaptada de Otegui y Melón (1997).

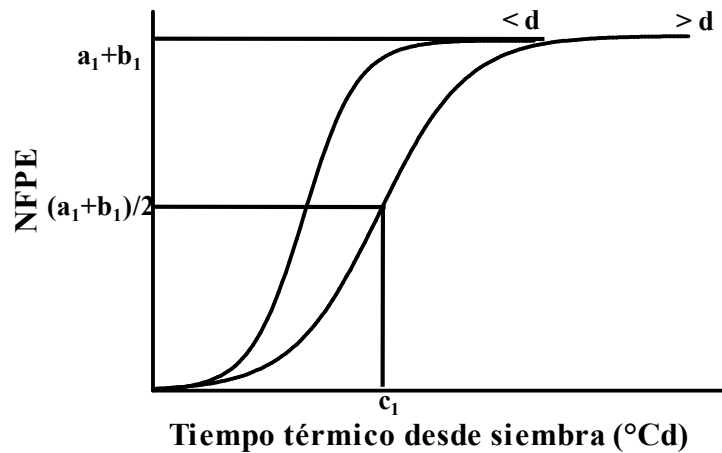
Se ajustó un modelo sigmoideo (Ecuación 3.1) para analizar la evolución del NFPE en función del TT:

$$NFPE = \frac{a_1 + b_1}{(1 + e^{-(TT - c_1)/d_1})} \quad (3.1)$$

donde $a_1 + b_1$ es el máximo NFPE; c_1 y $(a_1 + b_1)/2$ son las coordenadas TT y NFPE en el punto de inflexión de la función (50% del máximo NFPE), respectivamente y $1/(b_1 d_1)$ es la constante de proporcionalidad (Figura 3.1). El subíndice 1 indica que el parámetro corresponde al ajuste del NFPE en función del TT.

Figura 3.1.

Representación gráfica de los parámetros ajustados a la evolución del NFPE en función del tiempo térmico (TT) desde siembra.



3.2.4. Dinámica de la floración y la emergencia de estigmas

Se realizaron observaciones diarias de la floración y se registraron las fechas de antesis y R_1 de cada planta marcada utilizada para el seguimiento de la biomasa para el análisis de las dinámicas de floración femenina y masculina.

Se ajustó el modelo sigmoideo descrito en la Ecuación 3.2 para analizar la evolución del valor acumulado de proporción de plantas (Prop) que alcanzaron antesis y R_1 (Hall et al., 1980; 1981; Maddonni et al., 1999) y los parámetros del modelo fueron utilizados para el análisis de las dinámicas florales a nivel poblacional. La descripción de los parámetros fue realizada en la Ecuación 3.1.

$$Prop = \frac{a_2 + b_2}{(1 + e^{-(TT - c_2)/d_2})} \quad (3.2)$$

El subíndice 2 indica que los parámetros corresponden al ajuste de la proporción de plantas en antesis o R_1 en función del TT. A nivel poblacional el ASI (ASI_{pp}) fue calculado a partir de la diferencia entre los valores del parámetro c_2 de las dinámicas de antesis y R_1 . A nivel de planta individual (ASI_{pi}), este rasgo fue calculado como la diferencia en días entre los dos eventos florales de cada planta marcada (Uribelarrea et al., 2002).

La dinámica de emergencia de estigmas se cuantificó en 10 (Exp. 1) o 12 (Exp. 2) plantas de cada parcela, distintas a las utilizadas para el seguimiento de la biomasa (sección 3.2.2) o desarrollo floral (sección 3.2.3). Para esto se registró el día de R_1 de cada planta (día 1) y se procedió a la cosecha de la espiga el día 5. Comenzando desde la posición floral basal de la espiga, se identificaron tres grados de desarrollo floral a lo largo de dos hileras opuestas: (i) flor con estigma emergido por fuera de las chalas, (ii) flor con estigma > 1 mm no emergido (flores en estado E; Otegui y Melón, 1997) y (iii) flor con estigma < 1 mm. El NFPE fue estimado como el producto entre el número de flores con estigma > 1 mm (en dos hileras opuestas) y el número de hileras (en la parte media de la espiga). El NEEE fue estimado como el producto entre el número de flores con estigma expuesto por hilera y el número total de hileras.

3.2.5. Fuentes de pérdida del NGP

Se establecieron tres fuentes de pérdidas del NGP y se evaluó el efecto del estrés por N, el estrés por densidad y la jerarquía de planta sobre cada una de ellas. La primera pérdida (Pérdida 1) representó la disminución del NFPE (i.e. restricción morfogénica a nivel de meristema axilar). Esta pérdida fue considerada nula para las plantas dominantes en D_9N_{200} de cada híbrido (control) y fue computada como se detalla en la Ecuación 3.3.

$$Pérdida 1 = 1 - (NFPE_T / NFPE_C) \quad (3.3)$$

donde $NFPE_C$ se refiere al NFPE de las plantas control y $NFPE_T$ hace referencia al NFPE de cada jerarquía de planta en las diferentes combinaciones de tratamientos de N y densidad. Los valores de NFPE correspondieron a las mediciones realizadas en espigas para la determinación de la emergencia de estigmas (sección 3.2.4).

Las pérdidas 2 y 3 fueron computadas para individuos dominantes y dominados en cada combinación de N y densidad. La segunda pérdida (Pérdida 2) representó la

proporción del NFPE que no expusieron sus estigmas (i.e. falla en la polinización) (Ecuación 3.4).

$$\text{Pérdida 2} = 1 - (\text{NEEE}/\text{NFPE}) \quad (3.4)$$

La tercera pérdida (Pérdida 3) representó la proporción de estigmas polinizados que no produjeron granos (i.e. aborto de granos) (Ecuación 3.5).

$$\text{Pérdida 3} = 1 - (\text{NGP}/\text{NEEE}) \quad (3.5)$$

3.2.6. Criterio de clasificación de las plantas dentro de jerarquías extremas

La biomasa individual de una planta fue tomada como indicadora de su habilidad competitiva para la captura de recursos dentro del stand. A partir de la metodología propuesta por Maddonni y Otegui (2004), cada planta de un stand fue clasificada como dominante o dominada según la biomasa estuviese comprendida dentro del tercil superior o inferior de la población, respectivamente.

Para los caracteres TCP_{RT} , TCP_{PC} , TCE_{PC} , fechas de antesis y R_1 , ASI_{PI} y NGP , el criterio de clasificación se efectuó a partir del ordenamiento de la biomasa total de las plantas en R_6 . Para los estados de desarrollo de la espiga, las plantas se clasificaron según la biomasa de las mismas en el momento de muestreo (sección 3.2.3.), mientras que para la proporción de estigmas no emergidos el criterio de clasificación fue la biomasa total en R_1 (Pagano et al., 2007). Resultados previos (Pagano y Maddonni, 2007) validan la utilización de la biomasa de la planta en R_1 para la jerarquización de plantas debido a que la relación entre la biomasa de ambas jerarquías queda estabilizada previamente a R_1 , a menos que se efectúen cambios drásticos de la oferta de recursos, tales como raleos, sombreos o fertilización muy tardías.

3.2.7. Análisis de datos

Para cada uno de los caracteres en estudio se calculó el valor promedio (i.e. promedio de todas las plantas del stand) y el valor promedio para cada grupo de jerarquía extrema de planta (i.e. individuos dominados y dominantes). La variabilidad entre plantas de cada parcela fue caracterizada a partir del coeficiente de variación (CV) de los rasgos en estudio. Para el cálculo del CV de la fecha de antesis y R_1 , la fecha de cada uno de los eventos de las plantas individuales fue referida a la del día anterior en que la primera planta de la parcela alcanzó dichos estados (día 0). Debido a que el ASI puede adquirir valores negativos y el valor promedio del mismo puede resultar igual a cero, resulta imposible estimar el CV con los valores individuales de cada planta. Por lo tanto, la variabilidad poblacional de este rasgo se estimó a partir del CV de los valores individuales de ASI corregidos. El valor más negativo fue fijado a cero, y el resto modificado acordemente.

El efecto de los tratamientos sobre los caracteres promedio del stand y de cada jerarquía fue evaluado mediante un ANVA. El Experimento fue considerado una variable aleatoria y el N, Densidad e Híbrido fueron variables fijas. El tipo de planta (variable fija) fue incluido en el ANVA como un sub-factor dentro de cada combinación $\text{N} \times \text{Densidad} \times \text{Híbrido}$. El ajuste de los modelos se realizó mediante un análisis de regresión utilizando TBLCURVE (Jandel, 1992) a los datos de cada unidad experimental (i.e. parcela). La existencia de diferencias significativas entre tratamientos para los parámetros de los modelos fue determinada mediante un ANVA. Se utilizaron funciones lineales para el análisis de la mayoría de las relaciones, excepto para la

respuesta (i) del ASI_{PI} a la TCF_{PC} (función exponencial) y (ii) las Pérdidas 2 y 3 a la TCF_{PC} (función potencial). Para cada híbrido, se utilizó una función exponencial para la estimación de la función de frontera de la máxima ER_{TCF} en respuesta a la TCF_{PC} . Los datos incluidos en el análisis fueron seleccionados según la metodología propuesta por Otegui y Bonhomme (1998). Brevemente, después del ordenamiento de los datos de manera descendente de TCF_{PC} , sólo los datos con incremento de ER_{TCF} fueron utilizados para los cálculos. Los valores residuales a la función de frontera (i.e. ER_{TCF} observada menos ER_{TCF} estimada) fueron calculados para cada dato, y los efectos de los tratamientos en los valores residuales medios fueron testeados mediante un ANVA.

3.3. Resultados

3.3.1. Dinámicas poblacionales de antesis y R_1

El AX820 presentó un menor ($P < 0.001$) TT a antesis (parámetro c_2 ; ca. 850 °Cd) que el AX877 (ca. 920 °Cd), y una mayor ($P < 0.10$) proporción de plantas (parámetro $a_2 + b_2$) que alcanzaron dicho estado (Cuadro 3.1). En ambas densidades de siembra, la deficiencia de N retrasó ca. 50 °Cd el TT a antesis de ambos híbridos ($P < 0.05$), y demoró ($P < 0.05$) su progreso (parámetro d_2), mientras que la proporción final de plantas en antesis disminuyó ante el estrés de N sólo en D_{12} ($P < 0.10$).

En ambos experimentos la deficiencia de N provocó una reducción del 2 % en la cantidad de plantas que llegaron a R_1 sólo del híbrido AX877, pero no tuvo efecto en este rasgo en el híbrido AX820 ($P < 0.10$ para $N \times$ Híbrido; Cuadro 3.1). El AX820 presentó un menor ($P < 0.001$) TT a R_1 (ca. 866 °Cd) que el AX877 (ca. 954 °Cd), y el déficit de N retrasó el TT a R_1 de ambos híbridos en Exp. 2, pero sólo el del AX877 en el Exp. 1 ($P < 0.05$). La densidad de siembra sólo modificó levemente ($P < 0.10$) la tasa de progreso de este evento de desarrollo.

El híbrido AX820 presentó menores ($P < 0.001$) valores de ASI_{PP} (ca. 16 °Cd) que el AX877 (ca. 34 °Cd), y la deficiencia de N aumentó este rasgo sólo para el AX877 durante el Exp. 1 ($P < 0.05$, Cuadro 3.1). Para ambos híbridos en las dos condiciones de N, el ASI_{PP} en D_{12} resultó 9 °Cd superior que en D_9 ($P < 0.05$).

El híbrido AX877 presentó una mayor ($P < 0.05$) variabilidad poblacional de la antesis ($CV = 52\%$) y de R_1 ($CV = 59\%$) que el AX820 ($CV = 44\%$ y 50% para antesis y R_1 , respectivamente). El déficit de N incrementó el CV de antesis y R_1 sólo en el Exp. 1 ($P < 0.01$), mientras que el incremento de la densidad de siembra sólo afectó el CV de R_1 en el Exp. 2 ($P < 0.05$, Cuadro 3.1). El CV del ASI_{PI} no difirió entre híbridos ni fue afectado por el incremento en la densidad de siembra (Cuadro 3.1). El estrés por N redujo el CV del ASI_{PI} debido al mayor impacto sobre el valor medio de ASI_{PI} que sobre el desvío estándar de este rasgo.

Cuadro 3.1.

Valores medios y ANVA de los parámetros de las funciones sigmoideas ajustadas a las dinámicas de antesis y R_1 , intervalo antesis- R_1 a nivel poblacional (ASI_{pp}) y el coeficiente de variación (CV) de los días a antesis, días a R_1 y de ASI_{pl} . Los valores son el promedio de los Exp. 1 y 2. Los parámetros a_2+b_2 es la máxima proporción de plantas en antesis o R_1 ; c_2 y $(a_2+b_2)/2$ son las coordenadas TT (°Cd) y proporción de plantas en el punto de inflexión de la función, respectivamente y $1/(b_2d_2)$ es la constante de proporcionalidad.

Experimento	Híbrido	Densidad pl m ⁻²	N Kg ha ⁻¹	Antesis				R ₁				ASI _{pp}	CV %			
				a ₂	b ₂	c ₂	d ₂	a ₂	b ₂	c ₂	d ₂	°Cd	Antesis	R ₁	ASI _{pl}	
Exp. 1	AX820	9	0	0.50	0.50	862	11.58	0.50	0.50	874	12.36	12	53	53	19	
			200	0.49	0.49	846	6.59	0.50	0.50	850	5.16	3	44	42	16	
		12	0	0.50	0.50	864	7.22	0.49	0.49	881	7.51	17	35	47	18	
			200	0.50	0.50	845	9.00	0.50	0.50	855	4.68	10	38	30	20	
	AX877	9	0	0.49	0.49	934	10.36	0.49	0.49	964	11.37	31	58	71	27	
			200	0.50	0.50	878	11.70	0.50	0.50	897	11.87	19	47	46	20	
		12	0	0.48	0.48	961	11.91	0.50	0.50	1007	19.42	46	49	61	15	
			200	0.51	0.51	905	11.43	0.51	0.51	927	15.16	22	39	45	51	
Exp. 2	AX820	9	0	0.50	0.50	880	13.86	0.51	0.51	907	20.70	27	42	46	27	
			200	0.50	0.50	825	14.83	0.50	0.50	832	15.65	6	47	60	36	
		12	0	0.50	0.50	876	18.10	0.51	0.51	907	24.03	31	47	49	27	
			200	0.50	0.50	798	13.62	0.49	0.49	821	24.50	23	52	72	41	
	AX877	9	0	0.50	0.50	949	13.96	0.50	0.50	975	15.16	26	53	50	23	
			200	0.49	0.49	887	9.69	0.50	0.50	924	14.78	37	60	59	18	
		12	0	0.48	0.48	952	17.64	0.47	0.47	997	23.40	45	61	63	30	
			200	0.49	0.49	893	17.51	0.49	0.49	940	17.28	48	51	77	28	
	Nivel de significancia de efectos principales e interacciones															
	Experimento (E)											†				
	Nitrógeno (N)					*	*			*		†	*			†
	Híbrido (H)		†	†	***					***		***	*	*		
Densidad (D)											†	*				
E × N													**	**		
E × H								†	†		*				†	
N × H								†	†							
E × D														*		
N × D		†	†													
E × N × H										*		*				

†, *, **, *** representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente para los factores principales e interacciones significativas.

3.3.2. Número de flores, estigmas expuestos y granos por espiga. Fuentes de pérdidas del número de granos

En ambos híbridos, tanto el déficit de N como el incremento de la densidad de siembra redujeron el NGP y el NEEE y ($0.001 < P < 0.10$), mientras que el NFPE sólo disminuyó ante la deficiencia de N ($P < 0.001$; Cuadro 3.2). El híbrido AX877 presentó un mayor NFPE y NEEE ($P < 0.001$) que el AX820, pero un similar NGP. En comparación con la situación control (D_9N_{200}), el déficit de N redujo ($P < 0.001$) un 10 % el NFPE (Pérdida 1), mientras que el incremento de la densidad no lo afectó (Cuadro 3.2). La deficiencia de N y la alta densidad redujeron el NFPE ($0.001 < P < 0.05$) que emitieron estigmas (Pérdida 2) e incrementaron ($P < 0.05$) el aborto de flores fecundadas (Pérdida 3).

El efecto del déficit de N sobre las pérdidas 2 y 3 resultó de mayor magnitud (40 y 67 % de aumento, respectivamente) que el del incremento de la densidad (12 y 30% de aumento, respectivamente), a la vez que las pérdidas por aborto resultaron mayores a las ocasionadas por la reducción en la emergencia de estigmas (Cuadro 3.2). Para las condiciones analizadas el AX877 sufrió un mayor ($P < 0.10$) porcentaje de aborto (ca. 35 %) que el AX820 (ca. 29 %).

En el Exp. 2 hubo mayor diferencia en el NGP entre jerarquías de plantas en el híbrido AX877 que en el AX820 ($P < 0.01$). Dicha diferencia fue de ca. 271 granos por espiga en el AX877 y de ca. 153 granos por espiga en el AX820.

Cuadro 3.2.

Valores medios de la población y ANVA del número de flores completamente desarrolladas por espiga (NFPE), del número de estigmas expuestos por espiga (NEEE), del número de granos por planta (NGP), y tres fuentes de pérdidas en el número de granos potencial. Los valores son el promedio de los Exp. 1 y 2.

La Pérdida 1 representa la disminución del NFPE, la Pérdida 2 representa la proporción del NFPE que no exponen sus estigmas y la Pérdida 3 representa la proporción de estigmas polinizados que no producen granos.

Hibrido	Densidad pl m ⁻²	N kg ha ⁻¹	NFPE	NEEE	NGP	Pérdida 1 %	Pérdida 2 %	Pérdida 3 %
AX820	9	0	624	510	335	10.1	18.5	35.3
		200	695	600	499	0	13.6	17.1
	12	0	619	484	310	10.9	21.9	35.9
		200	691	589	418	0.5	14.8	28.7
AX877	9	0	701	576	352	8.4	18.6	38.8
		200	772	680	534	0	12	21.3
	12	0	693	565	276	10.1	18.6	52.2
		200	746	635	446	3.3	15.1	29.6
Nivel de significancia de efectos principales e interacciones								
Experimento (E)				*			*	
Nitrógeno (N)			***	***	**	***	***	*
Híbrido (H)			***	***				†
Densidad (D)				†	**		*	*
E × N			*	*		*		
E × H						†		
N × D								
E × N × H			*			*	†	

†, *, **, *** representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente para los factores principales e interacciones significativas.

3.3.3. Desarrollo floral de la espiga de plantas dominadas y dominantes

La deficiencia de N redujo el número total de flores por hilera ($P < 0.05$) a partir de los 475 °Cd en el Exp. 1 (ca. V₇) y de los 870 °Cd en el Exp. 2 (ca. V₁₆; Figuras 6.1 y 6.2a y c, Cuadro 6.3, Anexo), por el contrario el incremento de la densidad de siembra no modificó dicho rasgo (Figuras 6.1 y 6.2b y d, Cuadro 6.3, Anexo). Para cada situación de cultivo analizada, las plantas dominadas presentaron un menor ($0.001 < P < 0.10$) número total de flores por hilera que las dominantes desde la primer fecha de muestreo (Cuadros 6.3 y 6.4, Anexo). El AX820 presentó inicialmente (ca. 550 °Cd) un mayor ($0.001 < P < 0.05$) número de flores por hilera que el AX877, sin embargo el número final de flores del último híbrido resultó superior (ca. 734 y ca. 674 flores por espiga para AX877 y AX820, respectivamente). En ambos experimentos, el déficit de N redujo ($0.01 < P < 0.10$) el número de flores por hilera a partir del momento de detección de dicho estado (ca. 730 °Cd). Similarmente, los individuos dominantes siempre presentaron una mayor cantidad de flores E por hilera que aquellos dominados del stand ($0.001 < P < 0.05$).

La parametrización de la evolución temporal del NFPE de las jerarquías de plantas reveló que la deficiencia de N incrementó el TT al 50 % del número de flores E (parámetro c_I ; $P < 0.05$) sólo en el Exp. 1 (Cuadro 3.3). Durante el Exp. 2 el incremento de la densidad modificó ($P < 0.10$) el valor del parámetro c_I sólo en las condiciones de mayor estrés (i.e. para N₀D₁₂). Durante ambos experimentos, el AX877 presentó un mayor TT al 50 % de flores E ($P < 0.001$) y un mayor valor final de flores en dicho estado que el AX820. En el Exp. 1, el parámetro c_I del AX877 difirió ($P < 0.05$) entre densidades, presentando un valor de ca. 797 °Cd en D₉ y ca. 848 °Cd en D₁₂. La evolución de flores E resultó más prolongada en el tiempo (parámetro d_I) por la deficiencia de N sólo para la baja densidad en el Exp. 1 ($P < 0.05$).

Se observaron diferencias entre jerarquías de plantas en ambos experimentos en los parámetros a_I , b_I y c_I ($0.001 < P < 0.01$), presentando los individuos dominantes un desarrollo más anticipado (especialmente en N₀ en el Exp. 1) y mayor NFPE que los dominados (sólo en N₀ del Exp. 1). Similarmente, las plantas dominadas creciendo en N₀ evidenciaron un progreso más lento ($P < 0.10$) que las dominantes del stand.

3.3.4. Relaciones entre el desarrollo reproductivo y la fijación de granos en plantas dominadas y dominantes

La TCP_{RT} resultó menor en N₀ ($P < 0.05$), en D₁₂ ($P < 0.05$) y en los individuos dominados ($P < 0.001$), pero el rango de respuesta fue mayor para el AX877 (entre 1.11 y 4.96 g pl⁻¹ d⁻¹; i.e. un 78 % de disminución bajo estrés) que para el AX820 (entre 0.93 y 3.32 g pl⁻¹ d⁻¹; i.e. 72 % de disminución bajo estrés). Las variaciones en la TCP_{RT} explicaron el 64 % (AX820) y 58 % (AX877) de los cambios en el TT al 50 % de flores E ($P < 0.001$; Figura 3.2a). El rango del TT al 50 % de flores E, sin embargo, no difirió entre híbridos (150 °Cd para AX820 y 175 °Cd para AX877).

Cuadro 3.3.

Valores medios y ANVA de los parámetros de las funciones sigmoideas ajustadas a la evolución temporal de flores completamente desarrolladas por espiga de plantas dominadas (d) y dominantes (D). Los parámetros a_1+b_1 es el máximo NFPE; c_1 y $(a_1+b_1)/2$ son las coordenadas TT (°Cd) y NFPE en el punto de inflexión de la función, respectivamente y $1/(b_2d_2)$ es la constante de proporcionalidad.

Híbrido	Densidad pl m ⁻²	N kg ha ⁻¹	Jerarquía	Exp. 1				Exp. 2				
				<i>a_I</i>	<i>b_I</i>	<i>c_I</i>	<i>d_I</i>	<i>a_I</i>	<i>b_I</i>	<i>c_I</i>	<i>d_I</i>	
AX820	9	0	d	288	288	824	4.1	267	267	793	20.0	
			D	334	334	766	15.4	316	316	763	29.1	
		200	d	339	339	755	28.0	331	331	756	12.9	
			D	354	354	750	12.4	339	339	742	8.3	
	12	0	d	302	302	804	31.6	295	295	849	23.3	
			D	360	360	784	32.4	317	317	760	19.1	
		200	d	309	309	744	25.2	320	320	721	11.3	
			D	361	361	737	25.6	337	337	700	11.1	
AX877	9	0	d	345	345	873	15.9	323	323	852	22.6	
			D	362	362	784	26.8	358	358	784	20.6	
		200	d	384	384	778	35.8	348	348	799	16.6	
			D	375	375	752	15.8	401	401	789	24.0	
	12	0	d	318	318	928	32.7	308	308	891	10.4	
			D	355	355	833	27.4	351	351	847	16.2	
		200	d	341	341	834	17.0	360	360	816	24.2	
			D	390	390	797	14.6	372	372	770	17.6	
	Nivel de significancia de efectos principales e interacciones											
	Nitrógeno (N)				*	*	*		*	*		
	Híbrido (H)				***	***	***		***	***	***	
	Jerarquía (J)				***	***	**		***	***	*	
H × D						*						
D × N							*			†		
N × H											†	
J × N						†						
J × D				*	*							

†, *, **, *** representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente para los factores principales e interacciones significativas.

El rango de variación del TT a R_1 de la población fue más estrecho para el AX820 (entre 821 y 945 °Cd) que para el AX877 (entre 896 y 1061 °Cd), y se relacionó de manera significativa al desarrollo reproductivo de la espiga representado por el TT al 50 % de flores E ($P < 0.001$; Figura 3.2b). Los modelos ajustados, sin embargo, difirieron entre híbridos debido a que la ordenada al origen fue mayor para el AX820 que para el AX877 ($P < 0.001$), mientras que la pendiente para este último estuvo más cercana a 1 que para el primero. Consecuentemente, el retraso en el desarrollo floral promovido por el estrés de N, jerarquía de planta y densidad, provocó un retraso casi equivalente en el R_1 de la población del AX877 pero no del AX820. Sin embargo, las diferencias entre híbridos desaparecieron en la respuesta del ASI_{PI} al TT a R_1 (Figura 3.2c).

El NGP disminuyó linealmente en respuesta al aumento del ASI_{PI} , (Figura 3.2d), respuesta que se encontró mayormente forzada por las plantas dominadas. Los modelos ajustados difirieron en la ordenada al origen ($P < 0.001$) pero no en la pendiente. Adicionalmente, se detectaron diferencias entre híbridos. El AX820 fijó menos granos que el AX877 para un mismo valor de ASI_{PI} . No obstante, ambos híbridos exploraron un rango similar de NGP debido a que los valores de ASI_{PI} fueron más pequeños para el AX820 que para el AX877. La evaluación de las diferentes fuentes de pérdidas del número de granos indicó que el NGP respondió débilmente a la disminución del NFPE (i.e. Pérdida 1; r^2 entre 0.5 para AX820 y 0.27 para AX877; $P < 0.05$; Figura 6.3, Anexo), y a la falla en la exposición de estigmas (i.e. Pérdida 2; r^2 entre 0.45 para AX820 y 0.39 para AX877; $P < 0.01$). Para ambos tipos de pérdidas las plantas dominadas se ubicaron por debajo de la línea ajustada al conjunto de datos (residual negativo). Sólo se pudo ajustar una relación significativa entre el NGP y la Pérdida 2 para las jerarquías extremas de plantas en el híbrido AX820, para el cual las plantas dominadas tuvieron una respuesta más pronunciada ($y = 715 - 2298 x$; $r^2 = 0.90$; $P < 0.001$) que las plantas dominantes ($y = 699 - 1340 x$; $r^2 = 0.72$; $P < 0.01$). Por el contrario, el NGP se relacionó fuertemente con el aborto de granos, encontrándose un modelo único capaz de explicar los efectos de la oferta de N, la densidad de siembra y el tipo de planta sobre la reducción del NGP del AX820 ($y = 572 - 637 x$; $r^2 = 0.87$; $P < 0.001$) y del AX877 ($y = 638 - 666 x$; $r^2 = 0.95$; $P < 0.001$). Para esta fuente de pérdida, en el Exp. 1 ambas jerarquías de plantas del AX877 incrementaron la proporción de aborto en N_0 ($P < 0.05$; Cuadro 6.5, Anexo). Por el contrario, en el Exp. 2, las plantas dominadas del híbrido AX877 en N_0 tuvieron mayor aborto ($P < 0.10$) que las del AX820, no encontrándose diferencias entre las demás combinaciones de $N \times$ Híbrido \times Jerarquía de Planta.

3.3.5. Relaciones entre el crecimiento de la planta, la partición de biomasa a órganos reproductivos y el número final de granos. Conexiones con el desarrollo reproductivo

Las variaciones en la TCP_{RT} explicaron las variaciones registradas en la TCP_{PC} (Figura 3.2g), sin distinción de híbridos. Contrariamente, ambos híbridos difirieron ($P < 0.05$) en la partición de biomasa hacia la espiga durante el período crítico (relación entre la TCE_{PC} y la TCP_{PC}), el cual fue mayor para el AX820 que para el AX877 (Figura 3.2h). Debido a la escasa variación registrada en el NFPE de cada híbrido (Cuadros 3.2 y 3.3), hubo una fuerte relación lineal entre la TCF_{PC} y la TCE_{PC} (Figura 3.2i), la cual no difirió entre híbridos.

Las variaciones encontradas en la TCF_{PC} tuvieron grandes efectos en el ASI_{PI} y ambos híbridos difirieron ($P < 0.05$) en los modelos ajustados (Figura 3.2e). Para el rango de TCF_{PC} explorado (AX820 > AX877), el ASI_{PI} de ambos híbridos disminuyó en respuesta al incremento de la asignación de biomasa por flor (Figura 3.2e). Para un

mismo nivel de esta variable, las plantas del AX820 siempre presentaron menores valores de ASI_{PI} que el AX877. Sin embargo, los híbridos no difirieron en la respuesta de la Pérdida 2 a la TCF_{PC} (Figura 3.2f) ni en el aborto de granos en función de la TCF_{PC} (Figura 3.2j). Esta última fue exactamente opuesta a la tendencia de la relación entre el NGP y la TCF_{PC} (Figura 3.2k). Estos patrones de respuestas (Figura 3.2j y k) explicaron la estrecha relación entre el NGP y la Pérdida 3 descripta al final del párrafo de la sección previa.

En el Exp. 1, la ER_{TCF} ($NGP \cdot TCF_{PC}^{-1}$) fue mayor ($P < 0.001$) en el híbrido AX877 (ca. 373 granos $d \cdot mg^{-1}$) que en el AX820 (ca. 195 granos $d \cdot mg^{-1}$, Cuadro 6.5, Anexo). Por el contrario, en el Exp. 2 se detectó una reducción en la ER_{TCF} de ambos híbridos ante la deficiencia de N ($P < 0.01$), especialmente en las plantas dominadas del *stand* (disminución de 96 y 19 granos $d \cdot mg^{-1}$ bajo estrés de N para las dominadas y dominantes, respectivamente; $P < 0.05$). Adicionalmente, las plantas dominantes del híbrido AX877 tuvieron mayor ($P < 0.01$) ER_{TCF} (325 granos $d \cdot mg^{-1}$) que las dominadas (220 granos $d \cdot mg^{-1}$). Por lo tanto, se estableció una fuerte relación negativa para la función de frontera entre la ER_{TCF} y la TCF_{PC} (Figura 3.3), la cual estuvo basada predominantemente en la respuesta de los individuos dominantes de ambos híbridos (nueve de trece pares de datos para el AX820 y ocho de once pares para el AX877). Para ambos híbridos, las plantas dominantes presentaron un similar valor residual medio en ambos niveles de N (-43 y -10 granos $d \cdot mg^{-1}$ en N_0 y N_{200} , respectivamente), pero las plantas dominadas tuvieron mayores residuales en N_0 (- 165 granos $d \cdot mg^{-1}$) que en N_{200} (- 64 granos $d \cdot mg^{-1}$; $P < 0.01$).

Figura 3.2.

Diagrama conceptual describiendo la conexión entre rasgos reproductivos (parte superior del gráfico) y de crecimiento (parte inferior del gráfico) en la determinación del número de granos por planta (NGP) en el cultivo de maíz. Las relaciones entre variables son descritas en cada paso: (a) Tiempo térmico (TT) al 50% de flores completamente desarrolladas (TT 50 % Flores E) y la tasa de crecimiento de la planta durante el período reproductivo temprano (TCP_{RT}), (b) el TT a R₁ y el TT 50 % Flores E, (c) el intervalo antesis-R₁ a nivel de planta individual (ASI_{PI}) y el TT a R₁, (d) el NGP y el ASI_{PI}, (e) ASI_{PI} y la tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}), (f) la Pérdida 2 y TCF_{PC}, (g) la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) y la TCP_{RT}, (h) la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}) y la TCP_{PC}, (i) la TCF_{PC} y la TCE_{PC}, (j) la Pérdida 3 y la TCF_{PC}, y (k) el NGP y la TCF_{PC}. Los datos corresponden a los Exp. 1 y 2. Símbolos grises (N₂₀₀) y vacíos (N₀) corresponden a los niveles de N; símbolos pequeños (plantas dominadas) y grandes (plantas dominantes) corresponden a las jerarquías de plantas; cuadrados (D₉) y círculos (D₁₂) son para las densidades de plantas. Cuando se detectaron diferencias significativas entre híbridos ($P \leq 0.05$), las líneas llenas y punteadas representan los ajustes para AX820 y AX877, respectivamente.

La Pérdida 1 representa la disminución del NFPE, la Pérdida 2 representa la proporción del NFPE que no exponen sus estigmas y la Pérdida 3 representa la proporción de estigmas polinizados que no producen granos.

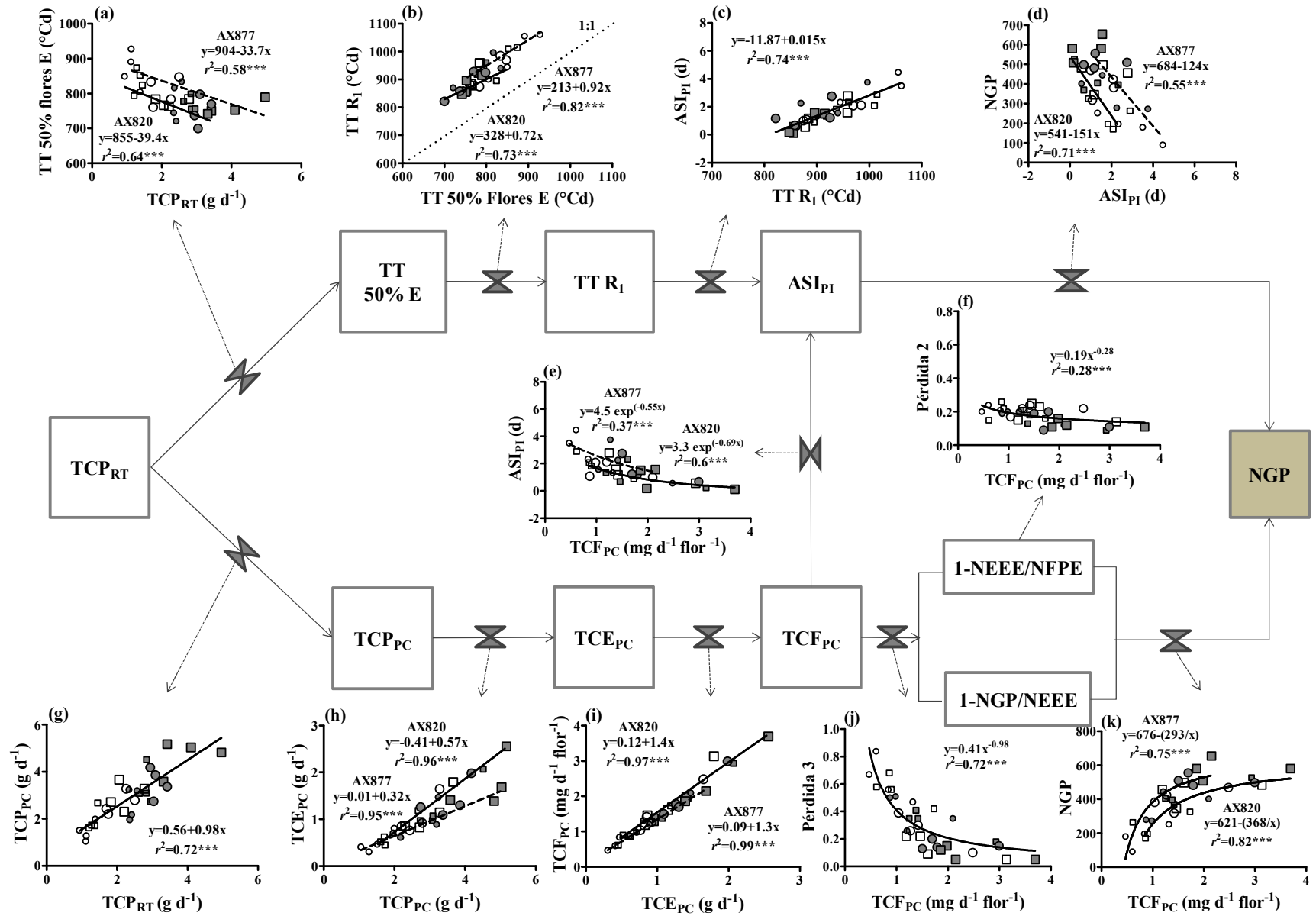
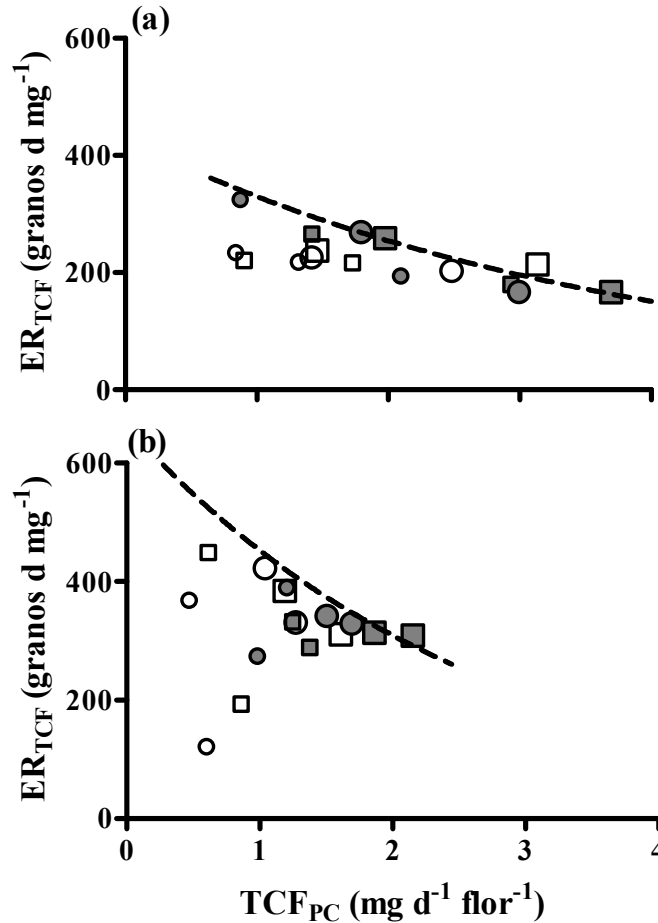


Figura 3.3.

Eficiencia reproductiva (ER_{TCF} , $NGP\ TCF_{PC}$) en función de la tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}) de AX820 (a) y AX877 (b). Los datos corresponden a los Exp. 1 y 2.



Símbolos como en la Figura 3.2. Las líneas punteadas representan la función de frontera para la relación entre ER_{TCF} y TCF_{PC} para AX820 ($y = 421 \exp^{-0.253 x}$; $r^2 = 0.99$; $P < 0.001$) y para AX877 ($y = 655 \exp^{-0.372 x}$; $r^2 = 0.97$; $P < 0.001$).

3.4. Discusión

El efecto del estrés de N sobre el NGP ha estado asociado a una reducción en la TCF_{PC} (Uhart y Andrade, 1995a; Andrade et al., 2002) y/o a una caída en la partición de asimilados hacia la espiga, reflejada en la TCE_{PC} (D'Andrea et al., 2006; D'Andrea et al., 2008). En el Capítulo 2 se ha determinado un efecto adicional del estrés de N sobre el NGP mediado por una caída en la ER_{TCE} ($NGP\ TCE_{PC}^{-1}$) en el híbrido con alta variabilidad poblacional constitutiva (AX877), efecto no evidenciado en el otro híbrido bajo estudio (AX820). En el presente capítulo, se evaluó cómo la disponibilidad contrastante de recursos (i.e. aéreo o edáfico) afecta el desarrollo reproductivo de la planta (i.e. NFPE, NEEE, aborto de granos) de los híbridos mencionados, y se realizó un cómputo de diferentes fuentes de pérdidas entre el número de granos potencial (NFPE y NEEE) y actual (NGP). Se evaluó si las reducciones en la ER_{TCE} observada bajo estrés por N estuvieron ligadas a los efectos negativos del estrés por N sobre el desarrollo reproductivo. También se establecieron conexiones entre variables de

crecimiento (TCP_{RT} , TCP_{PC} , TCE_{PC}) analizadas en el Capítulo 2 y características del desarrollo reproductivo, y la relación entre el NGP y una nueva variable (TCF_{PC}) considerada *a priori* como un mejor descriptor del destino final de los ovarios (Edmeades et al., 1993) que la TCE_{PC} . Por lo tanto, se definió la ER_{TCF} como $NGP \cdot TCF_{PC}^{-1}$.

La deficiencia de N y la alta densidad provocaron los típicos síntomas de los estreses abióticos en las dinámicas reproductivas de los cultivos de maíz. Se detectó el retraso esperado en la dinámica poblacional de la floración femenina obteniéndose como consecuencia un ASI_{PP} más prolongado (Hall et al., 1982; Bolaños y Edmeades, 1993; D'Andrea et al., 2009) y una cierta proporción de plantas que no alcanzaron el estado R_1 (Hall et al., 1982; Uribe Larrea et al., 2002). Estos resultados dan evidencia de la mayor sensibilidad de los órganos florales femeninos respecto de los masculinos ante una situación de estrés (Edmeades y Daynard, 1979; Hall et al., 1982; Jacobs y Pearson, 1991; Lizaso y Ritchie, 1997; Chapman y Edmeades, 1999; Sangoi et al., 2002) debido al menor flujo de asimilados hacia la espiga (Boyle et al., 1991; Schussler y Westgate, 1991a y b y 1994). Estas respuestas, sin embargo, fueron más pronunciadas en el híbrido intolerante AX877 que en el tolerante AX820. Para ambos híbridos, el aumento de la variabilidad en respuesta al estrés por N se detectó antes del período crítico (observada en la TCP_{RT}), pero ésta fue mayor para el AX877 que para el AX820 (Capítulo 2 y Figura 3.2). Por un lado, en este trabajo no se estableció una biomasa mínima de espiga necesaria para la emergencia de estigmas (Borrás et al., 2007), pero probablemente la baja disponibilidad de asimilados en las espigas de las plantas más dominadas del stand (Pagano y Maddonni, 2007) habría limitado la extrusión de estigmas por fuera de las chalas. La presencia de plantas sin estigmas expuestos sólo en el AX877, revela el alto grado de sensibilidad de este híbrido ante condiciones de estrés (Echarte et al., 2004). Por otra parte, los efectos negativos de la disminución del crecimiento de la planta sobre el desarrollo de la espiga fueron registrados previo a los 200 °Cd antes de R_1 (Figura 3.2b), i.e. antes del comienzo del crecimiento activo de la espiga (Otegui y Bonhomme, 1998) y del período crítico para la fijación de granos (Fischer y Palmer, 1984). Por lo tanto, el retraso de la floración femenina (Figura 3.2b) y el aumento del ASI_{PI} (Figura 3.2c) parece ser una consecuencia de los efectos del crecimiento temprano de las plantas sobre el desarrollo reproductivo de la espiga, un vínculo entre el crecimiento y el desarrollo que no ha sido registrado previamente.

El NFPE fue afectado por la deficiencia de N, una respuesta que fue observada previamente por Jacobs y Pearson (1991) y en contraposición a otros autores (Lemcoff y Loomis, 1986; Uhart y Andrade, 1995b; Monneveux et al., 2005) para este tipo de estrés. Esta falta de consenso puede estar ligada a más de una causa; por una parte, existe variabilidad genotípica en el máximo NFPE (mayor para los híbridos templados modernos utilizados en el presente trabajo), y por otra puede deberse a la aproximación utilizada para el cómputo del NFPE (promedio de las plantas en otros trabajos vs. un análisis de planta individual en este trabajo). Independientemente de estas consideraciones, se debe resaltar que estos hallazgos no provienen exclusivamente de un simple conjunto de datos obtenidos cerca o en el momento de R_1 . Esto es respaldado por el análisis de la evolución del desarrollo floral desde el comienzo de la iniciación reproductiva de la yema axilar. En este trabajo se pudo documentar además que el estrés por N de-sincronizó el progreso del desarrollo de la espiga entre los individuos dominantes y dominados de la población. El retraso en el desarrollo de la espiga de las plantas más dominadas de una población ante un incremento de la densidad de siembra fue registrado previamente (Otegui, 1997; Pagano et al., 2007) en ausencia de estrés por N. Sin embargo, a diferencia de esta última investigación donde ambas jerarquías de

plantas alcanzaron un similar NFPE, en el presente trabajo las plantas dominadas ante condiciones de estrés por N diferenciaron una menor cantidad de flores por hilera que las dominantes. La estrecha relación entre el desarrollo de la espiga y el crecimiento de la planta en la etapa reproductiva temprana, según la hipótesis planteada por Pagano et al. (2007), podría indicar un efecto indirecto de los asimilados en el desarrollo de la planta, debido a que estos efectos desaparecen en las etapas subsecuentes. Aparentemente, el severo estrés de N experimentado por las plantas en la presente investigación causó un efecto negativo permanente del crecimiento sobre el desarrollo de la espiga (i.e. efecto directo), el cual necesita mayor investigación. Sin embargo, este efecto tiene una mínima consecuencia en el desempeño reproductivo final (NFPE), evidenciado por la débil relación entre el NGP y la Pérdida 1.

El ASI_{PI} resultó un buen indicador del desempeño de los distintos tipos de plantas de ambos genotipos en la fijación de granos ante las diferentes combinaciones de densidades de siembra y ofertas de N (Figura 3.2d). Se pudo establecer una relación lineal y negativa entre el ASI_{PI} y el NGP para cada híbrido, a diferencia de la función exponencial negativa sugerida para condiciones de estrés hídrico (Bolaños y Edmeades, 1993) o de N (D'Andrea et al., 2006). La causa de esta diferencia no parece ser la utilización del ASI_{PI} (investigación actual) en lugar del ASI_{PP} (otras fuentes), sino al rango de ASI explorado en este estudio. Aquí, no se incluyen valores de ASI mayores que 4.5 días, los cuales estuvieron presentes en las mencionadas investigaciones y forzaron a modelos exponenciales. Además, la relación entre el NGP y el ASI (i) casi desapareció cuando se excluyeron datos de ASI mayores a 10 días del análisis de D'Andrea et al. (2006), o (ii) fue mejor explicada por una relación lineal ($r^2 \cong 0.69$) que por una exponencial ($r^2 \cong 0.61$) para los datos de ASI menores a 10 días del trabajo de Bolaños y Edmeades (1993). Los híbridos estudiados en este trabajo, sin embargo, difirieron en la respuesta, debido a que ambos exploraron el mismo rango de NGP pero un diferente rango de ASI_{PI} (el híbrido tolerante exploró menores valores que el intolerante). Esta diferencia en la relación NGP vs. ASI_{PI} entre estos híbridos previamente caracterizados por su tolerancia contrastante a la densidad de siembra, resulta similar a lo hallado por Chapman y Edmeades (1999), comparando el ASI_{PP} y el NGP de dos poblaciones de maíz con diferente grado de selección por su tolerancia al estrés hídrico. Los mencionados autores sugieren que un menor ASI_{PP} se correspondería con un mayor flujo de asimilados hacia la espiga y refuerzan la idea con la fuerte relación establecida entre ASI_{PP} y la biomasa de espiguilla al 50% de antesis. En el presente trabajo se refuerza aún más con la relación entre el ASI_{PI} y la TCF_{PC} , debido a que este último es un mejor estimador del flujo de asimilados hacia la espiga que la biomasa de espiguillas en antesis. Los modelos ajustados difirieron entre híbridos debido a que el tolerante AX820 exploró un mayor rango de TCF_{PC} y un menor rango de ASI_{PI} que el intolerante AX877 (Figura 3.2e).

Independientemente de los mecanismos por los cuales actuaría el N sobre el desarrollo de la espiga, este nutriente participó en las distintas vías de la regulación del NGP. Sin embargo los efectos del N registrados sobre el NFPE (Pérdida 1) resultaron de menor magnitud que los cambios del NGP entre las jerarquías de plantas de ambos genotipos. El retraso en el progreso de la morfogénesis de la espiga de los individuos dominados del stand impactó negativamente en la extrusión de estigmas por fuera de las chalas (i.e. un aumento en la Pérdida 2), como previamente se registró para condiciones de alta densidad (Pagano et al., 2007). Esta respuesta estuvo ligada a variaciones de la TCF_{PC} (Figura 3.2f). Sin embargo, los híbridos estudiados no difirieron en la respuesta de la Pérdida 2 a la TCF_{PC} ni del NGP a la Pérdida 2. En esta última respuesta se observó que los individuos dominados exhibieron una mayor disminución del NGP que

aquellos dominantes para una dada proporción de estigmas no expuestos. Esta respuesta diferencial puede ser indicativa de un efecto indirecto de las dinámicas de exposición de estigmas de las flores dentro de la espiga, no relacionada a la falla en la polinización sino a la asincronía en la polinización entre flores (Cárcova et al., 2000; Uribe-larrea et al., 2002; Lizaso et al., 2003). Esta asincronía fue mayor para las plantas dominadas que para las dominantes y puede haber producido importantes reducciones en el número final de granos dependiendo del tiempo transcurrido entre la fertilización de los primeros y últimos ovarios. Cárcova y Otegui (2001) demostraron que una ventana temporal de 2-4 días entre la polinización de las sucesivas cohortes de estigmas aumenta la proporción de ovarios fertilizados que fallan en fijar granos, i.e. aumenta el aborto de granos (Pérdida 3).

El aborto de flores es el principal determinante del NGP de cultivos de maíz creciendo en condiciones de estreses abióticos, pero sólo unos pocos estudios hicieron una cuantificación precisa de este tipo de pérdida (Otegui et al., 1995; Rattalino Edreira et al., 2011). En el presente trabajo, las jerarquías extremas de plantas fueron responsables de la gran variación de este rasgo, las cuales explicaron con precisión las diferencias en el NGP. Los híbridos bajo estudio, sin embargo, no difirieron en la magnitud de la respuesta (i.e. tuvieron casi idénticas pendientes de esta relación), pero el rango explorado de la Pérdida 3 fue mayor para el híbrido intolerante que para el tolerante debido a su diferente TCF_{PC} (Figura 3.2j). Consecuentemente, el NGP tuvo una respuesta positiva y curvilínea a la TCF_{PC} . Esta respuesta fue casi idéntica a aquella respuesta curvilínea (Echarte y Tollenaar, 2006; Cicchino et al., 2010b) o bilineal (Pagano y Maddonni, 2007; D'Andrea et al., 2008) del NGP a la TCE_{PC} , debido a la estrecha relación entre la TCF_{PC} y la TCE_{PC} (Figura 3.2i). Por lo tanto, el cociente derivado de esta nueva relación (i.e. eficiencia reproductiva) fue casi idéntico al computado para la relación entre el NGP y la TCE_{PC} en investigaciones previas (Capítulo 2 y Vega et al., 2001a).

La relación entre la ER_{TCF} y la TCF_{PC} dio una señal importante para entender el efecto de los tratamientos en el número final de granos en cultivos de maíz. Primero, porque se pudieron establecer funciones de frontera representativas de la máxima ER_{TCF} de cada híbrido y definida predominantemente por los individuos dominantes. Segundo, debido a que las plantas dominadas del AX877 exhibieron la mayor reducción de la ER_{TCF} que aquellas del AX820. Tercero, debido a que las plantas dominadas de ambos híbridos mostraron la mayor reducción de la ER_{TCF} bajo estrés por N (Figura 3.3). Las diferencias genotípicas en la ER_{TCF} pueden estar relacionadas a una diferente asignación de biomasa entre tejidos vegetativos (marlo y chalas) y reproductivos (i.e. espiguillas) de la espiga, no identificado con el estimador del suministro de asimilados a las flores utilizado en el presente trabajo (i.e. el cociente entre la TCE_{PC} y el NFPE). La menor ER_{TCF} de las plantas dominadas del AX877 sugiere una ruptura de la simetría en la asignación de asimilados entre los destinos de una misma espiga (Ganeshaiah y Uma Shaanker, 1992). Como consecuencia, las flores más retrasadas en su desarrollo (localizadas en la punta de la espiga), estarían sometidas a una mayor dominancia primigénica (Bangerth, 1989) por aquellas polinizadas tempranamente (Cárcova y Otegui, 2007), dando como resultado un mayor aborto de granos (Cárcova and Otegui, 2001) y una caída en la ER_{TCF} (Vega et al., 2001b). Adicionalmente, los efectos negativos del estrés por N sobre la ER_{TCF} de las plantas dominadas pueden estar ligados al rol de este nutriente en la capacidad de utilizar carbono por parte de los granos a través de la actividad de las enzimas involucradas en el metabolismo del C y N (Below et al., 2000). Así, la hipótesis del presente capítulo fue parcialmente rechazada, debido a que en condiciones de estrés por N ambos híbridos exhibieron una reducción de la

ER_{TCF} no ligada directamente a la TCF_{PC} . Adicionalmente, los datos presentados en este capítulo permitieron rechazar parcialmente la Hipótesis 2 de esta tesis y no rechazar su predicción. Esto se sustenta por la robusta relación entre variables de crecimiento (TCP_{RT} y TCF_{PC}) con variables de desarrollo (TT al 50% de flores E, TT a R_1 , ASI_{PI} , NEEE). La menor TCP_{RT} de las plantas dominadas de un stand provocó un retraso en la evolución del NFPE y un menor NEEE, pero ambas variables de desarrollo impactaron débilmente en el NGP. La baja ER_{TCF} de las plantas dominadas bajo estrés nitrogenado en combinación con estrés por luz se debió exclusivamente al aborto de flores fecundadas, proceso no modulado por la TCF_{PC} , hecho que no permitió rechazar la Hipótesis 4.

3.5. Conclusiones

En el presente capítulo se pudo establecer una conexión entre el crecimiento de la planta antes del período crítico (TCP_{RT}) y el NGP final, describiendo las relaciones entre diferentes variables de desarrollo y de crecimiento a lo largo de sucesivas vías. Los efectos negativos de la deficiencia de N sobre el crecimiento de la planta, se vieron reflejados en la evolución poblacional de la floración femenina, la cual estuvo condicionada por el diferente progreso de la morfogénesis de la espiga entre las plantas del stand. Esto impactó en un ASI_{PI} más prolongado. A pesar del débil efecto del N en el NFPE y la falta de respuesta del NGP a este rasgo, el retraso de la morfogénesis de la espiga también tuvo un claro efecto sobre los patrones de emergencia de estigmas. Los híbridos, sin embargo no difirieron en la respuesta de la proporción de estigmas no emergidos (Pérdida 2) a la TCF_{PC} ni en la respuesta del NGP a la Pérdida 2. Del análisis de las diferentes fuentes de pérdidas del número potencial de granos, surge que el aborto de flores fecundadas (Pérdida 3) fue el principal determinante del NGP. La baja ER_{TCF} de los individuos dominados del AX877 bajo estrés de N parecería estar indicando un efecto del nutriente sobre la capacidad de las flores fecundadas como destino del flujo de asimilados.

Variabilidad poblacional en cultivos de maíz creciendo en combinaciones contrastantes de densidad de siembra y disponibilidad de agua en el suelo: conexiones entre el desarrollo, el crecimiento y la fijación de granos¹

¹El contenido de este capítulo se encuentra en preparación para ser enviado a la revista Field Crops Research (Rossini, M.A., Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2012. Inter-plant variability in maize crops grown under contrasting water availability \times stand density combinations: Links between development, growth and kernel set.

4.1. Introducción

La ocurrencia de un estrés hídrico alrededor de la floración femenina reduce no sólo la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) (Andrade et al., 2002; Echarte y Tollenaar, 2006), sino también el crecimiento de las estructuras reproductivas femeninas (Edmeades y Daynard, 1979), que se puede cuantificar a través de la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}) (Echarte y Tollenaar, 2006). No existe, sin embargo, una evidencia clara respecto a los efectos del estrés hídrico sobre la partición de asimilados hacia la espiga (e.g. relación $TCE_{PC} TCP_{PC}^{-1}$), como sí han sido cuantificados para la densidad de plantas (Pagano y Maddonni, 2007), la deficiencia de N (Capítulo 3) o temperaturas supra-óptimas (Rattalino Edreira et al., 2011). Consecuentemente, tampoco existe una estimación de los efectos del estrés hídrico sobre la asignación de biomasa por unidad reproductiva capaz de fijar granos (e.g. tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}) por unidad de TCE_{PC}), como también fuera analizado para deficiencias nitrogenadas en esta tesis (Capítulo 3). Similarmente, la fuerte relación entre el aborto de ovarios (Pérdida 3) y la TCF_{PC} ante disponibilidades contrastantes de N y luz (Capítulo 3) deben ser verificadas para el caso de una deficiencia hídrica, al igual que las diferencias genotípicas detectadas en los patrones de respuesta.

Hasta el momento, los estudios referidos a los efectos de un estrés abiótico sobre todo el desarrollo reproductivo (i.e. desde iniciación floral) se han realizado preponderantemente en base a la “planta promedio” (Otegui, 1997), pese a la evidencia referida a los fuertes efectos de dichos estreses en generar un amplio gradiente en crecimiento de plantas y fijación final de granos (Echarte y Tollenaar, 2006; D’Andrea et al., 2008). Las pocas investigaciones a nivel de planta individual en condiciones de estrés por luz (Pagano et al., 2007) han dado evidencias de efectos tempranos sobre el desarrollo floral y el ulterior destino reproductivo de las flores, que condicionaría el número de granos por planta (NGP). Sin embargo, sólo en esta tesis (Capítulo 3) se ha relacionado la variabilidad poblacional del desarrollo reproductivo con el factor condicionante (e.g. luz, N) del crecimiento de las plantas en estados tempranos del ciclo, demostrándose además la existencia de diferencias genotípicas en la eficiencia reproductiva (ER) en respuesta a dichas restricciones. Esta información, aunque valiosa, no puede extrapolarse directamente a condiciones de estrés hídrico. En primer lugar, porque las plantas son capaces de mantener relaciones C/N relativamente estables en sus tejidos reproductivos bajo deficiencias nitrogenadas (D’Andrea et al., 2008), mientras registran fuertes caídas en el potencial agua de los mismos bajo deficiencias hídricas (Westgate y Boyer, 1986). En segundo lugar, porque tales diferencias suponen también controles genéticos diversos (Munaro et al., 2011), que no necesariamente determinarían una valoración única de los genotipos a través de condiciones variables de crecimiento (i.e. un “ganador universal” ya se trate de déficit de N o de agua). Por lo tanto, el híbrido que presentó una mayor reducción en la ER_{TCF} bajo estrés por N (el AX877, Capítulo 3) podría no evidenciar esa respuesta ante la incidencia de un estrés hídrico. El comportamiento particular de las plantas dominadas de cada genotipo (i.e. con mayor o menor desacople entre crecimiento reproductivo y vegetativo) sería el responsable de la mayor o menor caída de la ER_{TCF} ante disminuciones del crecimiento de la planta por efecto del mencionado estrés. Esto se debería a (i) un menor número de flores completamente desarrolladas por espiga (NFPE), (ii) un menor número de estigmas expuestos por espiga (NEEE), y/o (iii) un mayor aborto de granos. Se espera que el efecto de un estrés hídrico sobre el NGP esté relacionado principalmente con el aborto de ovarios fecundados debido a un efecto directo del estrés no relacionado al flujo de asimilados hacia las estructuras reproductivas durante el período crítico.

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. Diseño experimental y tratamientos

Se realizó un ensayo con cultivos creciendo en suelo bajo cubierta de invernáculo durante los ciclos productivos 2008-2009 (Exp. 3) y 2009-2010 (Exp. 4). La aproximación experimental bajo cubierta se utilizó a fin de controlar la disponibilidad de agua del suelo. Los experimentos estuvieron ubicados en el campo experimental del Departamento de Producción Vegetal de la FAUBA (34° 35'S, 58° 29'O) sobre un suelo franco arcilloso-limoso (Argiudol vértico). Se sembraron los mismos híbridos utilizados en los Exp. 1 y 2 (i.e. AX820 y AX877), en dos niveles de (i) densidad de plantas (9 y 12 plantas m⁻²) y (ii) condición hídrica (CDH: con déficit hídrico; y SDH: sin déficit hídrico). Los cultivos fueron conducidos con riego por goteo complementario hasta V₇ (Exp. 3) y V₅ (Exp. 4). Posteriormente a dicho estado, las parcelas del tratamiento SDH fueron regadas frecuentemente (5-7 días), con el objetivo de mantener el contenido de agua útil del suelo por encima del 50 %. Por el contrario, la suspensión del riego en las parcelas CDH originó una disminución sostenida del contenido de agua útil del suelo a lo largo del ciclo de los cultivos.

Se utilizó un diseño experimental de parcelas divididas en bloques al azar con dos repeticiones. Los niveles de agua se distribuyeron en la parcela principal, la densidad en la sub-parcela y el híbrido en la sub-subparcela (en adelante denominada parcela). Las parcelas comprendieron cinco surcos de cultivo de 7 m de longitud distanciadas a 0.5 m entre hileras. La siembra se realizó en forma manual el 8 de Diciembre (Exp. 3) y el 25 de Noviembre (Exp. 4) con 3-4 semillas por posición. Las parcelas fueron raleadas durante la fase heterotrófica (i.e. previo a V₃; Pommel, 1990) para dejar una planta por posición. Todos los experimentos se mantuvieron libres de malezas por medio de productos químicos (4 L ha⁻¹ de atrazina 0,5 i.a. + 2 L ha⁻¹ de acetoclor 0.9 i.a.) y posteriores carpidas manuales. En el estado de V₆ se fertilizó con 200 kg N ha⁻¹ en forma de urea, incorporada al suelo.

Se registraron diariamente las temperaturas máxima y mínima del aire dentro del invernáculo, para realizar el cómputo de las duraciones de las distintas fases de los cultivos en unidades de tiempo térmico (TT, con temperatura base de 8 °C; Ritchie y NeSmith, 1991) y describir los ambientes térmicos.

4.2.2. Agua útil del suelo

Durante cada estación de crecimiento, se realizó una cuantificación del contenido de agua útil del suelo en cada una de las parcelas durante el ciclo de los cultivos. Para ello, se realizaron mediciones semanales con sonda de neutrones (Troxler Model 4300, Troxler Electronic Laboratories, Inc.) en la profundidad 20-200 cm en intervalos de 20 cm. Los primeros 20 cm de suelo fueron muestreados con barreno para la determinación de la humedad gravimétrica con igual frecuencia (Ecuación 4.1).

Humedad Gravimétrica (%)

$$= \frac{(\text{peso suelo húmedo} - \text{peso suelo seco})}{\text{peso suelo seco}} \times 100 \quad (4.1)$$

donde peso suelo húmedo representa el valor obtenido inmediatamente después de la extracción de la muestra y peso suelo seco el correspondiente a la misma muestra luego de tres días de secado en estufa a 110 °C.

Las lecturas de la sonda fueron transformadas a valores de humedad gravimétrica, a partir de una única ecuación de ajuste ($r^2 = 0.86$; $P < 0.001$; Ecuación 4.2), ya que no se detectaron diferencias entre estratos del suelo.

$$\text{Humedad gravimétrica (\%)} = 0.034 + 0.0004 \times \text{lectura de sonda} \quad (4.2)$$

El contenido de humedad del suelo fue expresado en volumen (humedad volumétrica) multiplicando los valores de humedad gravimétrica por los de la densidad aparente de las diferentes profundidades del suelo. Por último, para cada momento de medición y profundidad, el contenido de agua fue expresado como proporción porcentual del máximo contenido de agua útil según los contenidos hídricos correspondientes a los límites superior e inferior (-0.03 y -1.5 MPa, respectivamente) de retención de agua.

4.2.3. Tasa de crecimiento de la planta y de la espiga

En cada parcela se marcó un sitio con 12 plantas consecutivas en el mismo estado ontogénico (V_3) y con un crecimiento inicial similar (observación visual). Para cada una de ellas se registró (i) semanalmente los estados vegetativos (V_n ; Ritchie y Hanway, 1982), y (ii) diariamente a partir del primer evento reproductivo visible, las fechas de anthesis (alguna antera de la panoja liberando polen) y R_1 (algún estigma visible por fuera de las chalas). La biomasa total aérea de las plantas marcadas se estimó semanalmente de manera no destructiva por alometría desde V_3 hasta R_2 y destructivamente en madurez fisiológica (R_6). Los detalles de la técnica no destructiva fueron presentados en el Capítulo 2 y los parámetros de los modelos ajustados se detallan en el Cuadro 4.1. Se distinguieron las fracciones espiga (desde R_1 en adelante) y resto (vegetativa). La biomasa vegetativa hasta R_2 fue estimada a través del modelo bilineal o lineal según correspondiera. Para la estimación de la biomasa de espiga en R_1 y R_2 se utilizó un modelo exponencial, y entonces la biomasa total en los dos estadios mencionados fue estimada como la sumatoria de la biomasa vegetativa más la biomasa de la espiga.

En el muestreo de R_6 se determinó la biomasa individual de las plantas, el rendimiento en grano, el NGP y el peso individual de los granos. La tasa de crecimiento de la planta durante el período reproductivo temprano (i.e. desde V_7 a V_{13} , TCP_{RT}), TCP_{PC} , TCE_{PC} , TCF_{PC} , y ER_{TCF} fueron estimadas según se detalla en los Capítulos 2 y 3.

Cuadro 4.1.

Parámetros de los modelos utilizados para estimar: (i) biomasa de la planta durante el período V_3 - R_2 y (ii) biomasa de la espiga en R_1 y a los 15 días desde R_1 (R_2). Se indica el coeficiente de determinación (r^2) y el número de plantas (n) utilizadas para la obtención de los modelos.

Experimento	Híbrido	Condición hídrica	Estimación de la biomasa de la planta V ₃ -R ₂								
			Modelo bi-lineal				Modelo lineal				
			<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>r</i> ² ; <i>n</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>r</i> ² ; <i>n</i>		
Exp. 3	AX820	CDH	0.174	251	0.104	0.95; 102	0.985	0.151	0.96; 99		
		SDH	0.166	346	0.086	0.95; 102					
	AX877	CDH									
		SDH	0.178	288	0.097	0.96; 96					
Exp. 4	AX820	CDH	0.16	179	0.095	0.95; 135	-0.54	0.148	0.95;		
		SDH	0.15	199	0.09	0.95; 135					
	AX877	CDH									
		SDH								0.25	0.128
Estimación de la biomasa de la espiga R ₁ -R ₂ , modelo exponencial											
			<i>f</i>	<i>g</i>	<i>r</i> ² ; <i>n</i>						
Exp. 3	AX820	CDH+SDH	0.556	0.093	0.95; 112						
	AX877	CDH+SDH	0.514	0.096	0.94; 117						
Exp. 4	AX820	CDH+SDH	0.671	0.094	0.94; 88						
	AX877	CDH+SDH	0.682	0.094	0.94; 92						

4.2.4. Desarrollo de la espiga

El desarrollo de espiga se analizó desde V_6 - V_7 hasta R_1 . Para ello, en cada parcela se identificaron seis sitios adicionales en V_3 (i.e. independientes del descrito en el punto anterior) y se marcaron 8 plantas sucesivas por sitio. El proceso de muestreo y la evaluación del desarrollo floral se efectuaron según el detalle brindado en el Capítulo 3.

Se ajustó un modelo sigmoideo para analizar la evolución del número de flores completamente desarrolladas (i.e. estigma > 1 mm) en función del TT (Ecuación 3.2; Capítulo 3)

4.2.5. Dinámica de la floración y de la emergencia de estigmas

La fecha de floración masculina y femenina de cada planta marcada para el seguimiento de la biomasa se utilizó para el análisis de la dinámica de floración de cada tratamiento. Para ello se realizó el ajuste de modelos poblacionales a dichos eventos, según fuera detallado en el Capítulo 3. El intervalo antesis- R_1 a nivel poblacional (ASI_{pp}) y a nivel de planta individual (ASI_{pi}) también fueron calculados según detalle brindado en el Capítulo 3.

La dinámica de emergencia de estigmas se caracterizó a partir del recuento de estigmas expuestos, según técnica detallada en la sección 3.2.4 del Capítulo 3. Los mismos fueron obtenidos de muestras tomadas a 12 plantas por parcela, distintas a las utilizadas para el seguimiento de la biomasa.

4.2.6. Fuentes de pérdida del NGP

Se establecieron tres fuentes de pérdidas del NGP originadas por el estrés hídrico, el estrés por densidad y la jerarquía de planta. El cálculo de las tres fuentes de pérdidas fue detallado en el Capítulo 3. El NFPE de las plantas control correspondió al de las plantas dominantes creciendo en D_9SDH . El mismo fue tomado como referencia para el cálculo de la Pérdida 1 de las demás jerarquías de planta en las diferentes combinaciones de tratamientos de condición hídrica y densidad.

4.2.7. Criterio de clasificación de las plantas dentro de jerarquías extremas

Se siguió el criterio de clasificación descrito en el Capítulo 3.

4.2.8. Análisis de datos

El ajuste de los modelos se realizó mediante análisis de regresión utilizando TBLCURVE (Jandel, 1992) para cada unidad experimental (i.e. parcela). La existencia de diferencias significativas entre tratamientos para los parámetros de los modelos fue determinada mediante un ANVA. El Experimento se consideró una variable aleatoria y la Condición hídrica, la Densidad y el Híbrido fueron considerados variables fijas. La Jerarquía de planta (variable fija) fue considerada como un sub-factor dentro de cada combinación de Condición hídrica \times Híbrido \times Densidad. Se utilizaron funciones lineales para el análisis de la mayoría de las relaciones, excepto para la respuesta de (i) el NGP al ASI_{pi} , el ASI_{pi} y la Pérdida 3 a la TCF_{PC} (función exponencial), (ii) la Pérdida 2 a la TCF_{PC} (función potencial) y (iii) la ER_{TCF} a la TCF_{PC} (función exponencial). Se utilizó una función exponencial para la estimación de la línea de frontera de la máxima ER_{TCF} en respuesta a la TCF_{PC} para cada híbrido (ver Capítulo 3). El ajuste exponencial a la respuesta del NGP al ASI_{pi} en el Exp. 3 para el AX820 se

realizó luego de la eliminación de un punto influyente según la metodología propuesta por Neter et al. (1996). Brevemente, se realizaron ajustes lineales entre el NGP y el logaritmo natural del ASI_{PI} . Uno de ellos se realizó con la totalidad de los datos y el otro se ajustó excluyendo el punto influyente. Un test de pendientes detectó diferencias significativas entre los modelos. Tanto la ordenada al origen y la pendiente fueron significativamente diferentes ($P < 0.10$).

4.3. Resultados

4.3.1. Condiciones de crecimiento de los cultivos

Durante ambos experimentos, se registraron temperaturas máximas del aire (Figura 4.1a y b) superiores a 33 °C, valor tomado como referencia para la ocurrencia de estrés por golpe de calor (Cicchino et al., 2010a). Sin embargo, la frecuencia de días con temperaturas superiores a 33 °C resultó mayor durante el Exp. 4, registrándose las mismas en etapas vegetativas tempranas, la segunda mitad del período crítico y el final del llenado de los granos (Figura 4.1b). En este experimento, los episodios de altas temperaturas ocurrieron más próximos a la floración femenina del híbrido AX877 (a los 850 °Cd) que a la del AX820 (a los 800 °Cd). Contrariamente, durante el Exp. 3 se registraron temperaturas máximas del aire mayores a 33 °C principalmente hacia el final del llenado de los granos (Figura 4.1a).

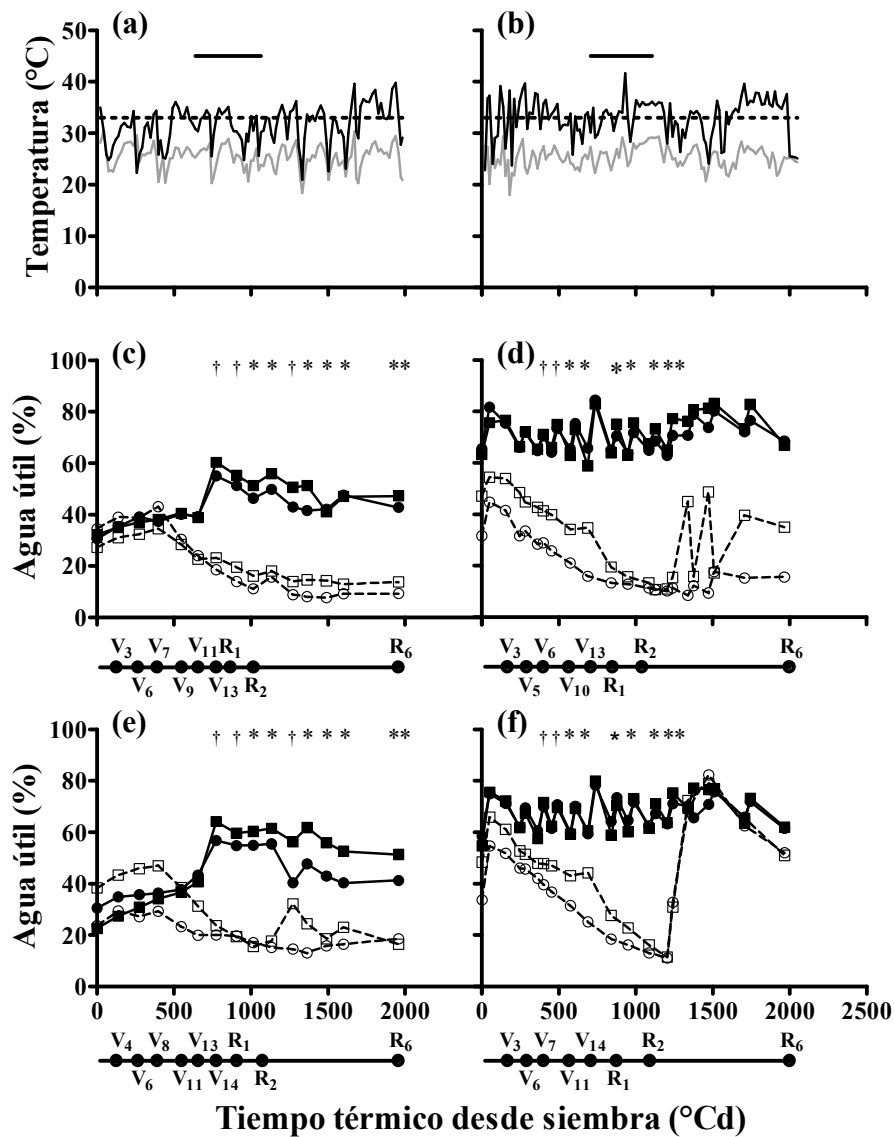
A pesar de las diferencias entre años en el contenido inicial de agua de los perfiles, el manejo de la condición hídrica generó diferencias ($P < 0.10$) en el porcentaje de agua útil entre los tratamientos SDH y CDH. Estas se registraron a partir de los 773 °Cd en el Exp. 3 (V_{13} - V_{14} ; Figura 4.1c y e) y de los 417 °Cd en el Exp. 4 (V_6 - V_7 ; Figura 4.1d y f). Así, los contenidos de agua útil de SDH resultaron superiores al 50% durante el período crítico de los cultivos, mientras que los contenidos de CDH estuvieron por debajo del 20%. Tanto la densidad de siembra como el híbrido no generaron cambios en los contenidos de agua del suelo. El aumento del contenido de agua útil a los 1250 °Cd para los tratamientos CDH del híbrido AX877 en el Exp. 4 (Figura 4.1f) se debe al ingreso de agua de lluvia, situación experimental no controlada.

4.3.2. Dinámicas de antesis y R_1 de la población y variabilidad entre plantas

El híbrido AX820 presentó un menor TT al 50 % de plantas en antesis (parámetro c_2 ; $P < 0.001$) que el AX877, especialmente en el Exp. 4 ($P < 0.01$ para Experimento \times Híbrido; Cuadro 4.2). A su vez, la alta densidad de siembra retrasó este evento floral ($P < 0.10$) y disminuyó la tasa de progreso del mismo (parámetro d_2) sólo en los tratamientos de riego durante el Exp. 3 ($P < 0.01$ para Experimento \times Condición hídrica \times Densidad). La proporción final de plantas en antesis (parámetros $a_2 + b_2$) no fue afectada por los tratamientos impuestos. En ambos híbridos, la proporción final de plantas que alcanzó el estado de R_1 (parámetros $a_2 + b_2$) se redujo un 7 % al combinar alta densidad con déficit hídrico en el Exp. 4 ($P < 0.10$ para Experimento \times Condición hídrica \times Densidad; Cuadro 4.2).

Figura 4.1.

Temperatura medias y máximas (a y b) y porcentaje de agua útil del suelo (c, d, e, f) en función del tiempo térmico desde siembra para los híbridos AX820 (c y d) y AX877 (e y f) en el Exp. 3 (a, c y e) y el Exp. 4 (b, d y f).



Las líneas negras y grises corresponden a las temperaturas máximas y medias, respectivamente (a y b). Símbolos llenos (SDH) y vacíos (CDH) corresponden a los tratamientos de agua; cuadrados (D_9) y círculos (D_{12}) corresponden a las densidades de siembra. Las líneas llenas horizontales (a y b) indican la ocurrencia de los períodos críticos de los cultivos. Al pie se detalla la escala fenológica de cada híbrido. †, *, **, *** representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente, para diferencias entre condiciones hídricas.

El híbrido AX820 presentó un menor TT a R_1 (parámetro c_2 ; $P < 0.001$) que el AX877. La combinación de deficiencia de agua y alta densidad también afectaron este proceso provocando un retraso del mencionado evento ($P < 0.05$), aunque sólo la alta densidad disminuyó la tasa de progreso del mismo (parámetro d_2 ; $P < 0.05$). Este último rasgo fue afectado por la deficiencia de agua sólo en el híbrido AX877 en D_{12} ($P < 0.10$ para Condición hídrica \times Densidad \times Híbrido).

El ASI_{pp} se extendió como consecuencia de la deficiencia de agua y la alta densidad ($P < 0.05$; Cuadro 4.2). A su vez, el híbrido AX820 presentó un ASI_{pp} más corto que el AX877, pero sólo fue evidente durante el Exp. 3 ($P < 0.01$ para Experimento \times Híbrido). En ambos híbridos, las plantas dominadas presentaron un mayor ASI_{pi} que las dominantes sólo en las parcelas CDH ($P < 0.01$ para Condición hídrica \times Jerarquía de Planta) y en alta densidad ($P < 0.001$ para Densidad \times Jerarquía de Planta) (Cuadro 6.6, Anexo).

El déficit hídrico aumentó la variabilidad (coeficiente de variación, CV) del TT a R_1 sólo en el Exp. 4 ($P < 0.10$), mientras que el CV del TT a antesis no fue afectado por los tratamientos (Cuadro 4.2). El híbrido AX820 exhibió una mayor variabilidad de ambos eventos que el AX877 ($0.001 < P < 0.05$). Similarmente, el AX820 presentó un mayor CV del ASI_{pi} que el AX877 ($P < 0.001$). La variabilidad del ASI_{pi} registrada fue mayor en el Exp. 4 que en el Exp. 3 ($P < 0.05$) y en este último se detectaron diferencias entre densidades ($P < 0.01$ para Experimento \times Densidad). Finalmente, para ambos híbridos y experimentos, la alta densidad causó un aumento del CV del ASI_{pi} respecto al de la baja densidad sólo en los tratamientos SDH ($P < 0.10$ para Condición hídrica \times Densidad).

4.3.3. Desarrollo floral de la espiga apical en plantas dominadas y dominantes

El NFPE final fue reducido por el estrés hídrico, la alta densidad y la jerarquía “dominada” de planta ($0.001 < P < 0.05$; Cuadro 4.3). A su vez, el híbrido AX820 exhibió un menor ($P < 0.001$) NFPE que el AX877. Las plantas dominadas de ambos híbridos presentaron un menor NFPE que las dominantes sólo CDH ($P < 0.01$ para Condición hídrica \times Jerarquía de Planta) y en alta densidad ($P < 0.05$ para Densidad \times Jerarquía de Planta).

El TT necesario para alcanzar el 50 % del máximo NFPE (parámetro c_1) fue mayor en los tratamientos CDH, en alta densidad y en las plantas dominadas ($0.001 < P < 0.05$; Cuadro 4.3). El híbrido AX877 presentó mayores ($P < 0.001$) valores de este parámetro que el AX820. Mientras que las plantas dominadas del AX820 tuvieron un desarrollo más retrasado (mayores valores de c_1) que las plantas dominantes en todas las combinaciones de Condición hídrica \times Densidad, en el híbrido AX877 las plantas dominadas se retrasaron con respecto a las dominantes sólo en D_{12} CDH ($P < 0.05$ para Condición hídrica \times Densidad \times Híbrido \times Jerarquía de Planta).

La tasa de progreso del desarrollo de la espiga (parámetro d_1) resultó menor en las plantas dominadas respecto a las dominantes sólo para el AX877 creciendo CDH ($P < 0.10$ para Condición hídrica \times Híbrido \times Jerarquía de Planta; Cuadro 4.3).

Cuadro 4.2.

Valores medios y ANVA de los parámetros de las funciones sigmoideas ajustadas a las dinámicas de antesis y R_1 , del intervalo antesis- R_1 a nivel poblacional (ASI_{pp}) y el coeficiente de variación (CV) de los días a antesis, días a R_1 y de ASI_{pl} . Los parámetros a_2+b_2 es la máxima proporción de plantas en antesis o R_1 ; c_2 y $(a_2+b_2)/2$ son las coordenadas TT ($^{\circ}Cd$) y proporción de plantas en el punto de inflexión de la función, respectivamente y $1/(b_2d_2)$ es la constante de proporcionalidad. Valores positivos y negativos de ASI_{pp} indican protandria y protoginia, respectivamente. $^{\dagger}, *, **, ***$ representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente para los factores principales e interacciones significativas.

Experimento	Híbrido	Densidad pl m ⁻²	Condición hídrica	Antesis				R ₁				ASI _{pp}	CV %				
				<i>a</i> ₂	<i>b</i> ₂	<i>c</i> ₂	<i>d</i> ₂	<i>a</i> ₂	<i>b</i> ₂	<i>c</i> ₂	<i>d</i> ₂	°Cd	Antesis	R1	ASI _{PI}		
Exp. 3	AX820	9	CDH	0.50	0.50	768	10.02	0.50	0.50	816	20.31	48	41.4	46.9	36.3		
			SDH	0.50	0.50	761	6.17	0.50	0.50	794	12.29	33	37.3	34.2	29.4		
		12	CDH	0.50	0.50	775	9.89	0.50	0.50	838	26.66	63	37.9	44.8	37.5		
			SDH	0.50	0.50	787	13.06	0.50	0.50	808	19.90	21	37.0	48.9	58.3		
	AX877	9	CDH	0.50	0.50	786	7.59	0.50	0.50	868	10.14	82	32.5	13.6	14.6		
			SDH	0.50	0.50	780	9.23	0.50	0.50	826	11.32	46	31.0	23.8	18.1		
		12	CDH	0.50	0.50	793	9.30	0.49	0.49	909	28.15	116	36.0	23.5	22.0		
			SDH	0.48	0.48	789	10.93	0.49	0.49	847	16.51	58	31.3	26.5	23.2		
Exp. 4	AX820	9	CDH	0.50	0.50	785	6.36	0.50	0.50	793	16.23	9	36.9	60.2	64.4		
			SDH	0.50	0.50	793	7.93	0.50	0.50	774	9.44	-19	35.6	42.4	57.9		
		12	CDH	0.50	0.50	798	6.03	0.48	0.48	819	18.41	21	38.4	46.0	55.5		
			SDH	0.48	0.48	793	10.45	0.50	0.50	792	15.67	-1	42.2	48.3	33.3		
	AX877	9	CDH	0.50	0.50	830	8.43	0.50	0.50	842	13.03	12	28.7	26.0	53.9		
			SDH	0.50	0.50	818	7.86	0.50	0.50	809	10.58	-10	21.4	24.1	42.1		
		12	CDH	0.50	0.50	848	11.07	0.46	0.46	884	22.38	36	21.0	27.2	42.2		
			SDH	0.50	0.50	842	7.05	0.50	0.50	840	13.21	-2	19.2	20.3	42.2		
	Nivel de significancia de efectos principales e interacciones																
	Experimento (E)				**								*	**			*
	Condición hídrica (CH)								*				*				
	E × CH													†			
Densidad (D)				†	**			*	*	*	*	*					
E × D																**	
CH × D								†	†	†						†	
E × CH × D								†	†	†							
Híbrido (H)				***				***				***	*	**	***		
E × H				**								**					
CH × H								*									
CH × D × H												†					

4.3.4. Exposición de estigmas y número de granos. Fuentes de pérdidas del número de granos potencial en plantas dominadas y dominantes

Ambos NEEE y NGP fueron reducidos por la deficiencia de agua y la alta densidad de siembra (Cuadro 4.4.). El híbrido AX877 presentó mayor NEEE ($P < 0.01$) que el AX820, pero no se registraron diferencias entre híbridos en el NGP. Adicionalmente, las jerarquías extremas de plantas difirieron entre sí en el NEEE sólo en D₉CDH para el AX820 y en D₁₂CDH para el AX877 ($P < 0.10$ para Condición hídrica \times Densidad \times Híbrido \times Jerarquía de Planta). La misma interacción fue registrada para el NGP ($P < 0.10$).

Si bien en todas las combinaciones de tratamientos se detectaron diferencias en el NGP entre jerarquías extremas de plantas, la mayor diferencia entre dominadas y dominantes correspondió al híbrido AX877 sembrado en D₉CDH. Las plantas dominadas en D₁₂ y CDH de este híbrido siempre presentaron el menor NGP.

La reducción del NFPE con respecto a la de las plantas dominantes en D₉SDH (Pérdida 1) fue mayor ($P < 0.05$) en el híbrido AX820 y en el Exp. 4 (Cuadro 4.4.). A su vez, las plantas dominadas registraron mayores valores de Pérdida 1 que las dominantes sólo en D₁₂CDH ($P < 0.10$ para Condición hídrica \times Densidad \times Jerarquía de Planta). El NFPE que logró emitir estigmas (Pérdida 2) fue menor en condiciones de deficiencia de agua, alta densidad y en las plantas dominadas ($0.01 < P < 0.05$). Los mayores valores de Pérdida 2 correspondieron a este tipo de plantas del híbrido AX877 en las parcelas D₁₂CDH del Exp. 4 ($P < 0.05$ para Experimento \times Condición hídrica \times Densidad \times Híbrido \times Jerarquía de Planta). El aborto de granos (Pérdida 3) fue mayor en condiciones de alta densidad y en las plantas dominadas ($0.001 < P < 0.05$). A su vez, el híbrido AX877 presentó los mayores valores de este tipo de pérdida ($P < 0.05$), y ambas jerarquías de plantas presentaron similares porcentajes de aborto sólo en las mejores condiciones de crecimiento (D₉SDH) de ambos experimentos ($P < 0.01$ para Condición hídrica \times Densidad \times Jerarquía de Planta).

En las demás combinaciones de Condición hídrica \times Densidad, las plantas dominadas exhibieron mayores valores de Pérdida 3 que las dominantes. El efecto del déficit hídrico y la alta densidad fue mayor en las Pérdidas 2 y 3 que en la Pérdida 1, resultando los valores de Pérdida 3 $>$ Pérdida 2 $>$ Pérdida 1.

Cuadro 4.3.

Valores medios y ANVA de los parámetros de las funciones sigmoideas ajustadas a la evolución temporal del número de flores completamente desarrolladas por espiga (NFPE) de plantas dominadas (d) y dominantes (D). Se indica también los valores observados de máximo NFPE. Los parámetros a_1+b_1 es el máximo NFPE; c_1 y $(a_1+b_1)/2$ son las coordenadas TT (°Cd) y NFPE en el punto de inflexión de la función, respectivamente y $1/(b_1d_1)$ es la constante de proporcionalidad.

Experimento	Híbrido	Densidad pl m ⁻²	Condición hídrica	Jerarquía	Parámetros				NFPE
					a_1	b_1	c_1	d_1	
Exp. 3	AX820	9	CDH	d	325	325	687	30.22	633
				D	341	341	658	36.29	688
			SDH	d	325	325	665	19.33	624
				D	338	338	654	29.98	691
		12	CDH	d	306	306	691	20.10	610
				D	331	331	659	28.26	688
			SDH	d	334	334	683	17.32	656
				D	356	356	668	30.65	712
	AX877	9	CDH	d	406	406	708	20.37	801
				D	407	407	683	19.21	825
			SDH	d	394	394	700	12.50	812
				D	409	409	679	23.33	811
		12	CDH	d	315	315	777	41.42	603
				D	389	389	706	8.37	729
			SDH	d	421	421	708	13.00	823
				D	390	390	685	23.83	798
Exp. 4	AX820	9	CDH	d	327	327	728	22.62	654
				D	348	348	683	30.04	707
			SDH	d	352	352	722	18.46	701
				D	343	343	662	24.49	713
		12	CDH	d	325	325	703	18.34	610
				D	362	362	694	12.93	739
			SDH	d	337	337	706	15.83	663
				D	359	359	673	21.80	697
	AX877	9	CDH	d	395	395	720	27.18	841
				D	435	435	705	15.66	854
			SDH	d	433	433	712	16.24	877
				D	419	419	690	13.85	843
		12	CDH	d	366	366	819	38.88	758
				D	426	426	715	18.29	859
			SDH	d	412	412	715	17.58	838
				D	418	418	704	21.00	809

Nivel de significancia de efectos principales e interacciones

Experimento (E)	**	**	*		**
Condición hídrica (CH)	*	*	†		*
Densidad (D)	***	***	**		*
CH × D	***	***	*		
E × CH × D	**	**			†
Híbrido (H)	***	***	***		***
D × H			*	†	
CH × D × H			*		
Jerarquía (J)	***	***	***		***
CH × J	**	**	*	**	**
D × J	*	*			*
H × J				*	*
CH × D × J			*	†	*
D × H × J			*		
CH × H × J			†	†	
CH × D × H × J			*		

†, *, **, *** representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente para los factores principales e interacciones significativas. Sólo se muestran los factores e interacciones significativas.

Cuadro 4.4.

Valores medios y ANVA del número de estigmas expuestos por espiga (NEEE), del número de granos por planta (NGP), y tres fuentes de pérdidas (%) del número de granos potencial para plantas dominadas (d) y dominantes (D). La Pérdida 1 representa la disminución del NFPE, la Pérdida 2 representa la proporción del NFPE que no exponen sus estigmas y la Pérdida 3 representa la proporción de estigmas polinizados que no producen granos.

Experimento	Híbrido	Densidad pl m ⁻²	Condición hídrica	Jerarquía	NEEE	NGP	Pérdida 1	Pérdida 2	Pérdida 3
Exp. 3	AX820	9	CDH	d	550	177	8	13	67
				D	617	366	0	10	40
			SDH	d	560	412	10	10	26
				D	629	474	0	9	24
		12	CDH	d	448	115	12	27	75
				D	539	347	0	22	35
			SDH	d	564	281	5	14	50
				D	585	403	-3	18	30
	AX877	9	CDH	d	672	303	1	16	54
				D	789	512	-2	4	35
			SDH	d	726	454	-1	11	37
				D	800	564	0	1	29
		12	CDH	d	446	10	25	28	98
				D	670	306	-5	36	54
			SDH	d	760	125	-2	8	84
				D	766	428	1	4	44
Exp. 4	AX820	9	CDH	d	457	155	8	31	71
				D	622	245	1	12	63
			SDH	d	612	326	2	13	48
				D	659	402	0	8	39
		12	CDH	d	401	0	14	34	100
				D	469	150	-5	37	68
			SDH	d	580	205	7	13	65
				D	625	286	2	10	53
	AX877	9	CDH	d	729	84	0	14	88
				D	797	385	-1	7	52
			SDH	d	725	139	-4	17	78
				D	759	207	0	10	73
		12	CDH	d	293	5	0.1	62	96
				D	695	95	-2	19	86
			SDH	d	727	6	1	13	99
				D	739	30	4	9	96
Nivel de significancia de efectos principales e interacciones									
Experimento (E)						**	*		*
Condición hídrica (CH)					*	*		*	
E × CH									*
Densidad (D)					*	**		*	
CH × D					*			†	
Híbrido (H)					**		*		*
Jerarquía (J)					***	***	*	***	***
E × J					*	**		†	**
CH × J						***	*		***
D × J									**
H × J						*			
E × D × J						**			**
CH × D × J							†		
E × CH × H × J									†
CH × D × H × J					†	†			†
E × D × H × J						*		*	**
E × CH × D × H × J								*	

†, *, **, *** representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente para los factores principales e interacciones significativas. Sólo se muestran los factores e interacciones significativas.

4.3.5. Relaciones entre el desarrollo reproductivo y la fijación de granos en plantas dominadas y dominantes

Para ambos híbridos, las plantas dominadas exhibieron una menor TCP_{RT} que las dominantes sólo en los tratamientos CDH y D_{12} ($P < 0.001$ para Condición hídrica \times Jerarquía de Planta y Densidad \times Jerarquía de Planta). El rango de TCP_{RT} explorado por cada híbrido (Figura 4.2a) resultó levemente mayor para el AX877 (entre 1.10 y 4.12 g $pl^{-1} d^{-1}$; i.e. un 73 % de disminución bajo estrés) que para el AX820 (entre 1.43 y 4.40 g $pl^{-1} d^{-1}$; i.e. 67 % de disminución bajo estrés).

Las variaciones en la TCP_{RT} explicaron un 32 % (AX820) y 58 % (AX877) de los cambios en el TT al 50 % de flores E ($P < 0.001$; Figura 4.2a). El rango de variación del último rasgo fue mayor para el híbrido AX877 (140 °Cd) que para el AX820 (74 °Cd).

Aunque los híbridos difirieron en el TT a R_1 (Sección 4.3.2), el intervalo de variación de este rasgo fue similar para ambos híbridos (entre 773 y 931 °Cd para el AX820 y entre 805 y 955 °Cd para el AX877). Esta variable se relacionó de manera significativa con el ritmo de desarrollo reproductivo de la espiga representado por el TT al 50 % de flores E ($P < 0.001$; Figura 4.2b) y el modelo ajustado fue único para todo el conjunto de datos de ambos híbridos. El mismo, sin embargo, se encontró forzado por los datos pertenecientes a las plantas dominadas en $D_{12}CDH$. La pendiente cercana a 1 indicaría que el retraso en el desarrollo floral de la espiga tuvo un impacto de similar magnitud en la demora del estado R_1 de las plantas. Similarmente, el modelo ajustado fue único para todo el conjunto de datos de la relación entre TT a R_1 y el ASI_{PI} ($P < 0.001$; Figura 4.2c) y ambos híbridos tuvieron similar rango de variación de esta última variable.

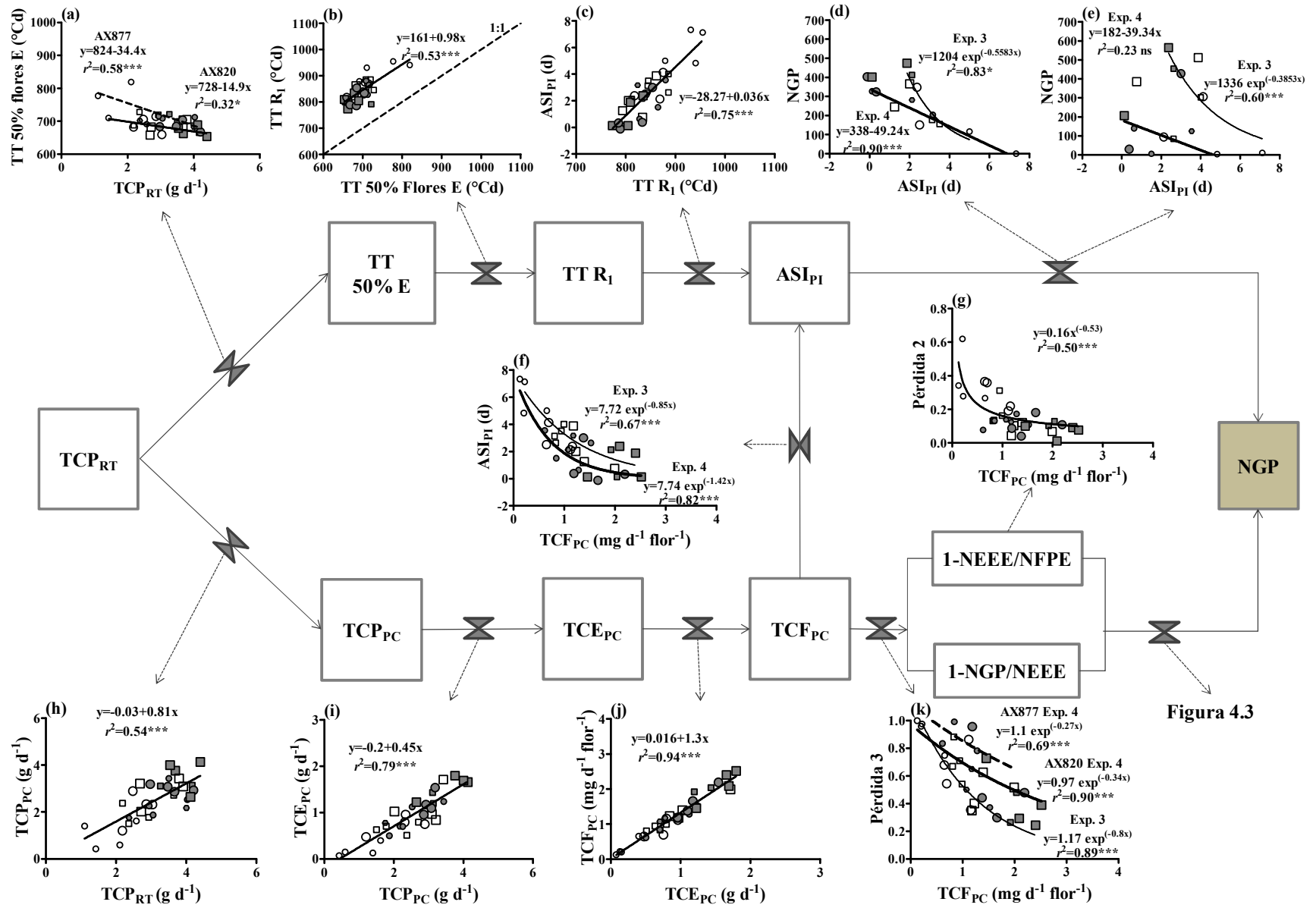
La relación entre el NGP y el ASI_{PI} difirió entre experimentos para ambos híbridos. En el Exp. 3, una función exponencial negativa explicó un 83 % de las variaciones en el NGP para el AX820 ($P < 0.05$; Figura 4.2d) y un 60 % para el AX877 ($P < 0.001$; Figura 4.2e) a partir del ASI_{PI} . La relación entre ambas variables fue lineal en el Exp. 4. Un 90 % de las variaciones en el NGP del AX820 (Figura 4.2d) fue explicado por el ASI_{PI} pero sólo un 23 % lo fue para el AX877 (no significativa; Figura 4.2e). Para un mismo valor de ASI_{PI} ambos híbridos fijaron más granos en el Exp. 3 que en el Exp. 4 (Figura 4.2d y e). En el Exp. 3, el AX877 obtuvo mayor NGP que el AX820 pero exhibió una caída más pronunciada del NGP ante incrementos en el ASI_{PI} (Figura 4.2d y e).

La evaluación de las diferentes fuentes de pérdidas del NGP indicó que el NGP respondió débilmente a la disminución del NFPE ($r^2 = 0.33$, $P < 0.05$ para AX820 y $r^2 = 0.20$, ns para AX877; Figura 6.4, Anexo), y a la falla en la exposición de estigmas ($r^2 = 0.54$, $P < 0.05$ para AX820 y $r^2 = 0.25$ para AX877, ns). Cabe destacar de esta última relación que el ajuste de la misma se encontró forzado por las plantas dominadas de $D_{12}CDH$. Contrariamente, el NGP se relacionó fuertemente con el aborto de granos, encontrándose un modelo lineal muy robusto capaz de explicar los efectos de la oferta de agua, la densidad de siembra y el tipo de planta sobre la reducción del NGP del AX820 ($y = 599 - 614 x$; $r^2 = 0.97$; $P < 0.001$) y del AX877 ($y = 762 - 774 x$; $r^2 = 0.99$; $P < 0.001$).

Figura 4.2.

Diagrama conceptual describiendo la conexión entre rasgos reproductivos (parte superior del gráfico) y de crecimiento (parte inferior del gráfico) en la determinación del número de granos por planta (NGP) en el cultivo de maíz. Las relaciones entre variables son descritas en cada paso: (a) Tiempo térmico (TT) al 50% de flores completamente desarrolladas (TT 50 % Flores E) y la tasa de crecimiento de la planta durante el período reproductivo temprano (TCP_{RT}), (b) el TT a R₁ y el TT 50 % Flores E, (c) el intervalo antesis-R₁ a nivel de planta individual (ASI_{PI}) y el TT a R₁, (d) el NGP y el ASI_{PI} para AX820, (e) el NGP y el ASI_{PI} para AX877, (f) ASI_{PI} y la tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}), (g) la Pérdida 2 y TCF_{PC}, (h) la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) y la TCP_{RT}, (i) la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}) y la TCP_{PC}, (j) la TCF_{PC} y la TCE_{PC}, (k) la Pérdida 3 y la TCF_{PC}. Símbolos grises (SDH) y vacíos (CDH) corresponden a los tratamientos de agua; símbolos pequeños (plantas dominadas) y grandes (plantas dominantes) corresponden a las jerarquías de plantas; cuadrados (D₉) y círculos (D₁₂) son para las densidades de plantas. Los datos corresponden a los Exp. 3 y 4. Cuando se detectaron diferencias significativas entre híbridos ($P \leq 0.05$), las líneas llenas y punteadas representan los ajustes para AX820 y AX877, respectivamente. Cuando se detectaron diferencias entre experimentos, las líneas finas y gruesas representan el Exp. 3 y Exp. 4, respectivamente.

La Pérdida 1 representa la disminución del NFPE, la Pérdida 2 representa la proporción del NFPE que no exponen sus estigmas y la Pérdida 3 representa la proporción de estigmas polinizados que no producen granos.



4.3.6. Relaciones entre el crecimiento, la partición de biomasa a órganos reproductivos y la fijación de granos. Conexiones con el desarrollo reproductivo

Las variaciones en la TCP_{RT} se vieron reflejadas ($P < 0.001$) en las TCP_{PC} mediante un único modelo lineal (Figura 4.2h). La última variable fue afectada por la deficiencia de agua, la alta densidad y la jerarquía “dominada” de planta ($0.001 < P < 0.05$) y explicó en un 79 % las variaciones encontradas en la TCE_{PC} ($P < 0.001$; Figura 4.2i) de todo el conjunto de datos de ambos híbridos. Si bien el modelo ajustado indica un índice de partición (IP) similar para todos los factores en estudio (ca. 0.45), las plantas dominadas de ambos híbridos en $D_{12}CDH$ exhibieron un bajo IP (Interacción Condición hídrica \times Densidad \times Jerarquía de Planta; $P < 0.10$). Debido a la escasa variación registrada en el NFPE entre tratamientos, se ajustó una relación lineal única entre la TCF_{PC} y la TCE_{PC} (Figura 4.2j).

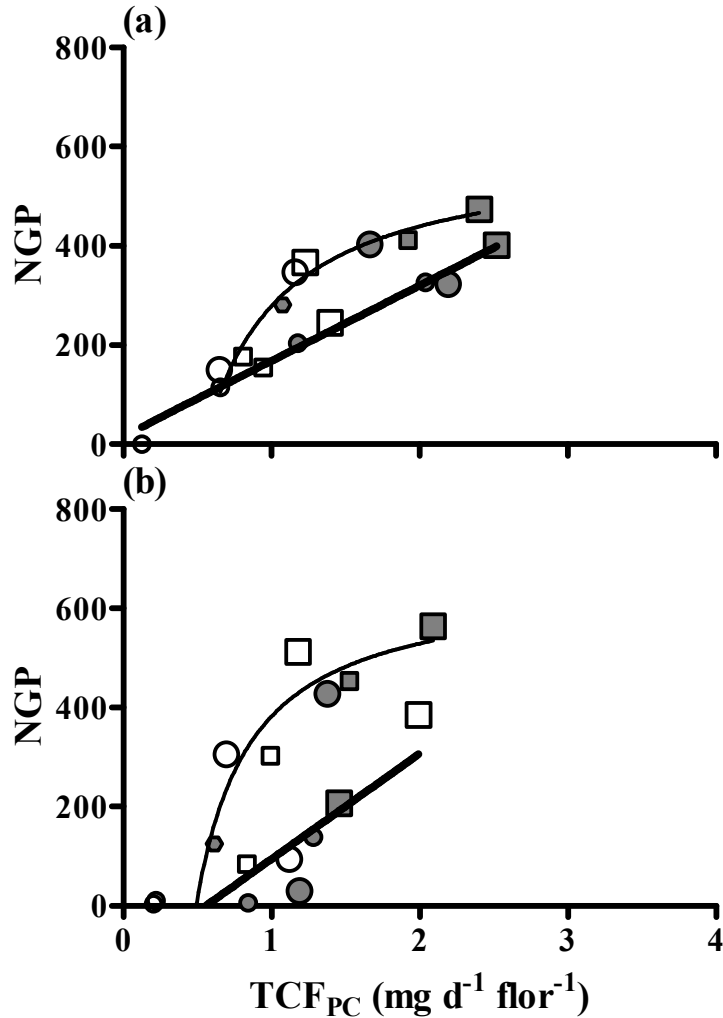
Las variaciones encontradas en la TCF_{PC} tuvieron grandes efectos en el ASI_{PI} y no se registraron diferencias genotípicas en la relación entre ambas variables, pero sí entre experimentos ($P < 0.001$; Figura 4.2f). Para todo el rango de variación de TCF_{PC} , las plantas del Exp. 3 alcanzaron mayores valores de ASI_{PI} que las del Exp. 4. Contrariamente, no se registraron diferencias entre experimentos o híbridos en la relación entre la Pérdida 2 y la TCF_{PC} ; por ello un modelo potencial único describió dicha relación ($P < 0.001$; Figura 4.2g), exhibiendo las plantas dominadas en $D_{12}CDH$ las menores TCF_{PC} y las mayores fallas en la extrusión de estigmas. El aborto de granos (Pérdida 3) respondió fuertemente a la asignación de biomasa a las flores ($P < 0.001$; Figura 4.2k), pero nuevamente se encontraron diferencias entre experimentos y sólo entre híbridos en el Exp. 4. Para un determinado valor de TCF_{PC} , el aborto fue mayor en el Exp. 4 que en el Exp. 3. En el Exp. 4, las plantas del AX877 presentaron mayores valores de Pérdida 3 que las del AX820 para similares valores de TCF_{PC} .

El NGP se relacionó fuertemente ($P < 0.001$) con la asignación de biomasa a las flores, pero fue necesario ajustar dos tipos de modelos para cada experimento (Figura 4.3). En el Exp. 3 las plantas de ambos híbridos presentaron una respuesta curvilínea del NGP a la TCF_{PC} , con un mayor valor de pendiente inicial en el AX877 (1798 vs. 1141 granos $d\ mg^{-1}$ para el AX877 y AX820, respectivamente). Durante el Exp. 4 la relación entre ambas variables fue lineal y, nuevamente, el híbrido AX877 presentó una mayor respuesta (213 granos $d\ mg^{-1}$) que el AX820 (152 granos $d\ mg^{-1}$). En todo el rango explorado de TCF_{PC} de ambos híbridos, la fijación de granos resultó inferior durante el Exp. 4, y la diferencia entre años resultó mayor para el AX877.

A bajas TCF_{PC} , la ER_{TCF} fue menor en D_{12} y en las plantas dominadas del stand ($0.001 < P < 0.05$; Figura 4.4; Cuadro 6.6, Anexo). Los valores de ER_{TCF} del Exp. 4 (ca. 113 granos $d\ mg^{-1}$) resultaron menores ($P < 0.05$) que los del Exp. 3 (ca. 267 granos $d\ mg^{-1}$), y las plantas del AX877 exhibieron menores ER_{TCF} que las del AX820 sólo en el Exp. 4 ($P < 0.05$ para Experimento \times Híbrido). La línea de frontera de la relación entre la ER_{TCF} y la TCF_{PC} de ambos híbridos fue descrita por una función exponencial negativa (Figura 4.4), la cual fue ajustada predominantemente con las plantas dominantes (seis de siete pares de datos) de cada híbrido. El análisis de los residuales a dicha función permitió detectar valores negativos para las plantas dominadas creciendo CDH y en D_{12} ($P < 0.05$), con menores ($P < 0.01$) valores (i.e. más negativos) en el AX877 que en el AX820. En ambos híbridos, los datos del Exp. 4 se alejaron más de la línea de frontera ($P < 0.01$) que los del Exp. 3, especialmente los del AX877. Para este híbrido, los residuales más negativos correspondieron a las plantas dominadas creciendo en $D_{12}CDH$ de ambos experimentos ($P < 0.01$).

Figura 4.3.

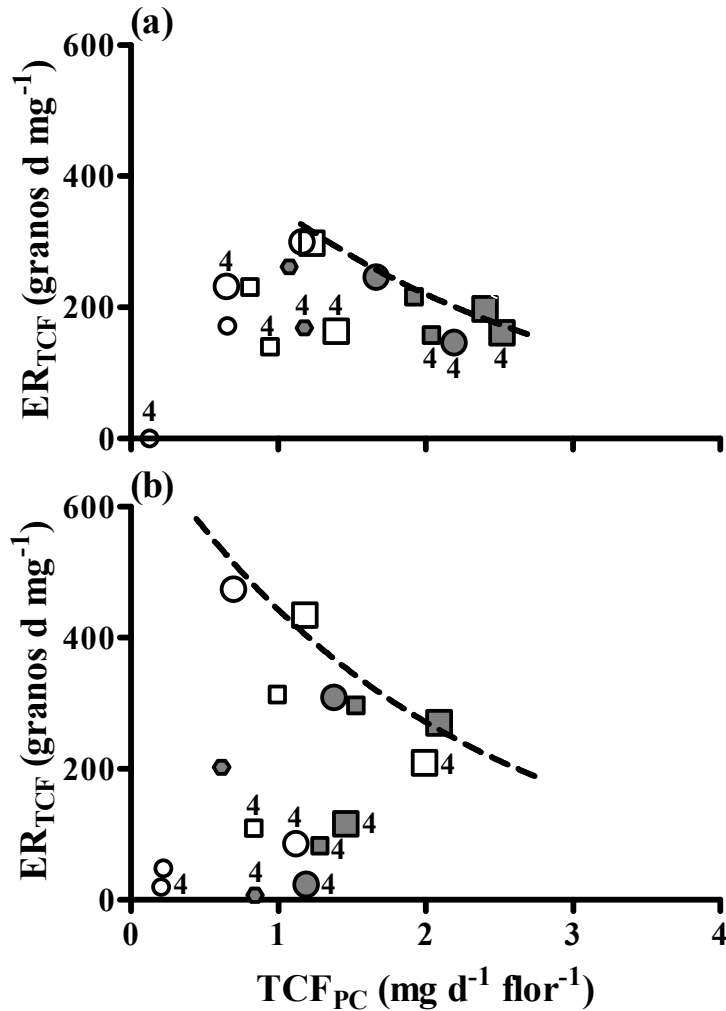
Número de granos por planta (NGP) en función de la tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}) para el híbrido AX820 (a) y el AX877 (b). Los datos corresponden a los Exp. 3 y 4.



Símbolos como en la Figura 4.2. Las líneas finas y gruesas representan los ajustes para el Exp. 3 y el Exp. 4, respectivamente. Para AX820 en el Exp. 3: $y = (1141 (x - 0.54)) / (1 + 1.91 (x - 0.54))$, $r^2 = 0.97$, $P < 0.001$. Para AX820 en el Exp. 4: $y = 15.9 + 152 x$, $r^2 = 0.97$, $P < 0.001$. Para AX877 en el Exp. 3: $y = (1798 (x - 0.49)) / (1 + 2.79 (x - 0.49))$, $r^2 = 0.91$, $P < 0.001$. Para AX877 en el Exp. 4: $y = -118 + 213 x$, $r^2 = 0.75$, $P < 0.001$.

Figura 4.4.

Eficiencia reproductiva (ER_{TCF}) en función de la tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}) del AX820 (a) y el AX877 (b). Los datos corresponden a los Exp. 3 y 4.



Símbolos como en la figura 4.2. El número 4 indica los puntos correspondientes al Exp. 4. Las líneas punteadas representan la función de frontera para la relación entre ER_{TCF} y TCF_{PC} para AX820 ($y = 558 \exp^{(-0.466 x)}$; $r^2 = 0.92$; $P < 0.001$) y para AX877 ($y = 750 \exp^{(-0.518 x)}$; $r^2 = 0.97$; $P < 0.001$).

4.4. Discusión

En el presente capítulo se evaluó el efecto combinado del estrés por luz (i.e. recurso aéreo) y agua (i.e. recurso edáfico) sobre el desarrollo reproductivo y las diferentes vías de pérdida del número potencial de granos en dos híbridos de maíz contrastantes en la estabilidad de su rendimiento. Para ello se establecieron relaciones entre variables de crecimiento (TCP_{RT} , TCP_{PC} , TCE_{PC}) y variables del desarrollo reproductivo (parámetros de la dinámica de diferenciación de flores, NFPE, ASI_{PI} , etc.), así como también entre el NGP y la TCF_{PC} . Finalmente, se realizó un análisis del impacto de ambos estreses sobre la ER_{TCF} ($NGP \cdot TCF_{PC}^{-1}$) para esclarecer un posible “efecto directo” de los mismos sobre la fijación de granos, no modulado por la asignación de biomasa a las estructuras reproductivas.

El déficit hídrico y el estrés por luz provocaron síntomas similares en diversos rasgos de desarrollo del cultivo. Así, ambos estreses afectaron la dinámica de la floración femenina mientras que la floración masculina se retrasó sólo por el estrés por luz (Uribelarrea et al., 2002). Tanto el estrés por luz como el estrés por agua prolongaron el ASI_{PI} (Hall et al., 1982; Dow et al., 1984; Bolaños y Edmeades, 1993) y una cierta proporción de las plantas bajo estrés hídrico no emitieron estigmas (Hall et al., 1982). Se pudo establecer que estas respuestas guardaban relación con la menor asignación de biomasa a las estructuras reproductivas femeninas, caracterizada por la TCF_{PC} . Estos resultados respaldan evidencias previas referidas a estos estreses abióticos analizados en forma individual, en cuanto a (i) el impacto de los mismos sobre el flujo de asimilados hacia la espiga (Boyle et al., 1991; Schussler y Westgate, 1991a y 1994) y (ii) la mayor sensibilidad de los órganos florales femeninos respecto de los masculinos ante una situación de estrés (Edmeades y Daynard, 1979; Hall et al., 1982; Chapman y Edmeades, 1999; Sangoi et al., 2002).

El retraso del R_1 (Figura 4.2b) y el aumento del ASI_{PI} (Figura 4.2c) demostraron ser consecuencia de los efectos de la TCP_{RT} sobre el desarrollo reproductivo de la espiga (Figura 4.2a). La mayor sensibilidad de la morfogénesis de la espiga del híbrido AX877 ante reducciones en el crecimiento de las plantas (principalmente en las plantas dominadas de los cultivos en alta densidad de siembra y con déficit hídrico) destaca el grado de intolerancia de este híbrido ante condiciones de estrés, puesto de manifiesto no sólo por la mayor variabilidad poblacional del crecimiento (Echarte et al., 2004; Pagano y Maddonni, 2007; Capítulo 2) sino también del desarrollo reproductivo (Pagano et al., 2007). El análisis de las jerarquías extremas de planta brindó nuevamente información adicional del comportamiento de este genotipo bajo estrés, ahora combinado de densidad y agua. Las plantas dominadas del canopeo exhibieron una baja partición de biomasa hacia la espiga durante el período crítico. Probablemente, el retraso en el desarrollo floral de estas plantas condicione desde etapas tempranas la partición de asimilados hacia la espiga, tal como fue demostrado en las plantas dominadas de otros híbridos de maíz bajo estrés por luz (Cela et al., 2006).

El análisis poblacional también permitió distinguir una mayor sensibilidad de la morfogénesis de la espiga en los individuos dominados del stand cuando el cultivo estuvo sometido a estrés por luz y agua (i.e. menor NFPE). Esta respuesta no había sido registrada en otros híbridos de maíz bajo estrés por luz (Pagano et al., 2007). Tampoco cuando el estudio de la respuesta de este rasgo al aumento de la densidad (Otegui, 1997; Cárcova et al., 2000) o al déficit hídrico (Otegui et al., 1995) se basó en la planta promedio del stand. Estas diferencias pueden reconocer distintas causas. Por un lado, que cada combinación de niveles de tratamiento elegidos y condición particular de crecimiento (i.e. efecto año y/o sitio) haya permitido alcanzar distintas intensidades de estrés en cada experimento. Este aspecto (i) no se puede verificar en los trabajos

mencionados basados en datos promedio, pues en ellos no se reportaron variables de crecimiento comparables con las de esta tesis (e.g. TCF_{PC} , TCE_{PC}), y (ii) no sería la causa respecto al de planta individual (Pagano et al., 2007), pues se abarcaron rangos similares de las variables indicadas en (i). Por otro lado, en los trabajos referidos no se utilizaron los mismos híbridos y éstos pueden diferir en la sensibilidad de sus respuestas morfogénicas al estrés, como fuera reportado en un trabajo donde se cuantificaron en forma separada los efectos de la alta densidad y el déficit hídrico sobre el número final de espiguillas en la espiga apical de maíz (Edmeades et al., 1993). En esta tesis se detectó una leve diferencia entre híbridos en la disminución del NFPE (Pérdida 1) ante la ocurrencia del estrés por agua, rasgo que resultó más conservativo en el híbrido con menor estabilidad de rendimiento (AX877) que en el de mayor estabilidad (AX820).

Los efectos combinados del estrés por luz y agua sobre la TCF_{PC} determinaron cambios en el ASI_{PI} (Figura 4.2f) y este último rasgo explicó las variaciones del NGP de ambos híbridos (Figura 4.2d y e), aunque con una respuesta diferencial entre años. La respuesta exponencial negativa del NGP al ASI_{PI} hallada en el Exp. 3 es la esperada para este tipo de relación (Bolaños y Edmeades, 1993; D'Andrea et al., 2006). La relación hallada para estas variables en el Exp. 4 llama la atención más por el fuerte contraste que establece respecto al Exp. 3 que por el tipo de función ajustada en cada caso. Para similares valores de ASI_{PI} entre experimentos, el NGP se vio mucho más afectado en el Exp. 4 que el en Exp. 3, incluso considerando parcelas regadas. Más aún, esta tendencia desfavorable fue muy notoria a bajos valores de ASI_{PI} en el híbrido AX877, para los cuales era esperable un mayor NGP (Bolaños y Edmeades, 1993; D'Andrea et al., 2006). Estos aspectos sugieren que un factor diferente de aquellos bajo el control de la experimentación (i.e. ni agua ni luz) sería responsable de estas inconsistencias, y ciertos elementos señalan a las temperaturas supra-óptimas como el más probable. Esta aseveración se fundamenta en que (i) el registro de temperaturas máximas indicó muchas veces valores por encima del umbral de 33 °C, definido como crítico para ocurrencia de golpe de calor (Cicchino et al., 2010a), y (ii) si bien muchos valores de ASI_{PI} del híbrido AX877 fueron bajos, los mismos no tuvieron origen en una anticipación del R_1 (respuesta deseable; Bolaños y Edmeades, 1993) sino en un atraso de la antesis como el que se suele verificar ante situaciones de golpe de calor (respuesta indeseable; Cicchino et al., 2010a y b). Consecuentemente, los problemas de granazón registrados en el Exp. 4 pudieron tener origen tanto a partir de fallas de polinización provocadas por pérdida de viabilidad de polen (Herrero y Johnson, 1980; Schoper et al., 1986, 1987; Barnabás et al., 2008) como de fallas en la fecundación y supervivencia de los granos (Michel y Petrolino, 1988; Cicchino et al., 2010b; Rattalino Edreira et al., 2011). Las diferencias genotípicas en NGP observadas en dicho experimento (AX877 > AX820) pueden tener dos explicaciones no excluyentes. Una atribuible a diferencias fenológicas, que dieran lugar a distintos momentos de incidencia del estrés en cada híbrido y como consecuencia a un mayor o menor “escape” de los momentos más críticos (Loomis y Connor, 1992). Otra atribuible a un diferente nivel de termotolerancia, generalmente asociado a la mayor o menor capacidad de “aclimatación” atribuible a la mayor o menor capacidad de síntesis de diversos compuestos, como las “proteínas de golpe de calor” (Wahid et al., 2007).

La extrusión de estigmas por fuera de las chalas (Pérdida 2) respondió de manera similar a la TCF_{PC} , independientemente del factor (luz, agua) condicionante de esta última (Figura 4.2g). Ambos híbridos no difirieron en esta respuesta y los valores máximos de esta pérdida correspondieron a las plantas dominadas en alta densidad y bajo estrés hídrico, ya que las mismas presentaron las menores TCF_{PC} . En dicha condición la TCF_{PC} disminuyó hasta valores nunca alcanzados por este tipo de plantas

cuando fueron sometidas a otros estreses en esta tesis (Capítulo 3), siendo estos datos la única referencia para comparación pues no existe información al respecto en la literatura. Consecuentemente, fallas en la granazón de maíz atribuibles a un menor NEEE sólo serían esperables bajo condiciones muy restrictivas al crecimiento de las plantas y centradas alrededor del período crítico, tales como las obtenidas en estudios bajo condiciones muy severas de deficiencia hídrica como las que se generan en plantas creciendo en macetas (Hall et al., 1981). Tales condiciones son poco frecuentes a campo (Otegui et al., 1995), y sólo serían esperables en años con fuertes sequías estivales en la Región Pampeana Argentina (Hall et al., 1992).

Considerando exclusivamente los estigmas que alcanzan a ser expuestos y reciben polen viable (i.e. principalmente en el Exp. 3), las diferencias en el NGP se asumen provocadas por el aborto de ovarios fecundados (Hall et al., 1981), identificado en esta tesis como Pérdida 3. Para similares valores de NEEE, diferencias en la proporción de ovarios fecundados abortados podrían atribuirse a diferencias en la dinámica de polinización entre flores de una misma espiga (Cárcova et al., 2000; Uribelarrea et al., 2002; Lizaso et al., 2003). Así, en genotipos con mayor asincronía se verifica que (i) las flores de exposición tardía fallan en establecer granos aun habiendo sido fertilizadas (Cárcova y Otegui, 2001), y (ii) tal respuesta no es atribuible a diferencias en el tamaño de los ovarios (los apicales son más pequeños) como condicionante de su actividad como destino, sino al hecho de enfrentar al momento de su polinización altas tasas de crecimiento de los ovarios fecundados más tempranamente (Cárcova y Otegui, 2007). Las diferencias normales en el momento de polinización entre ovarios basales y apicales (Bassetti y Westgate, 1993a) aumentarían ante un estrés hídrico debido al menor ritmo general de elongación de estigmas (Bassetti y Westgate, 1993c). Ante tal comportamiento, es esperable que el NGP guarde mayor relación con fallas de cuaje que con las fallas de polinización (Otegui et al., 1995); i.e. con la Pérdida 3 más que con la Pérdida 2, como se verificó en este estudio. Para ambos híbridos evaluados el aborto de flores polinizadas fue el principal determinante del NGP, estando dicha pérdida regulada por el efecto del estrés abiótico sobre la TCF_{PC} (Figura 4.2k). Por otra parte, y tal como fue mencionado anteriormente, el mayor aborto de granos del AX877 respecto del AX820 en el Exp. 4 podría estar relacionado a razones fenológicas o de tolerancia diferencial al estrés térmico no mediadas por la TCF_{PC} . Es por ello que en el Exp. 4 las plantas del AX877 creciendo bajo déficit hídrico presentaron las mayores caídas de ER_{TCF} (Figura 4.4b), evidenciando la mayor susceptibilidad del cultivo de maíz a la ocurrencia de una “sequía”, i.e. de un golpe de calor bajo menores ofertas hídricas (Lobell et al., 2011). Contrariamente, las variaciones en la ER_{TCF} de las plantas de ambos híbridos en el Exp. 3 respondieron a los cambios de la TCF_{PC} , que en tal situación estuvieron originados exclusivamente por déficit hídrico. Entonces no se verificaron alejamientos importantes de la línea de frontera establecida para la relación entre estas variables (Figura 4.4a). Estos resultados sugieren que los cambios en la ER_{TCF} sólo fueron función del flujo de asimilados hacia los ovarios (Reed y Singletary, 1989; Boyle et al., 1991; Schussler y Westgate, 1991a). En el Exp. 3, solamente las plantas dominadas del AX877 en alta densidad y bajo estrés hídrico presentaron una caída significativa de la ER, evidenciando un posible efecto directo del estrés hídrico sobre la capacidad de los destinos en la absorción y/o utilización de asimilados no mediado por la TCF_{PC} (Schussler y Westgate, 1991b; Zinselmeier et al., 1995). Por lo tanto, la aproximación experimental (i.e. cultivos bajo cubiertas) sólo permitió poner a prueba la hipótesis de trabajo con los resultados del Exp.3, ya que la incidencia de un estrés térmico generó variaciones adicionales a la ER_{TCF} que desacoplaron la relación entre el NGP y la TCF_{PC} en el Exp.4. En función del primero se rechaza parcialmente la

hipótesis planteada debido a que las plantas dominadas del híbrido AX877 creciendo en alta densidad y déficit hídrico presentaron las mayores caídas de la ER_{TCF} en comparación a la ER_{TCF} potencial. El proceso determinante fue el aborto de flores fecundadas. Adicionalmente, las caídas en la ER_{TCF} a causa del estrés hídrico sugieren un posible rol directo del estrés sobre la fijación de granos no explicado por la TCF_{PC} .

4.5. Conclusiones

En el presente Capítulo se pudieron establecer conexiones entre el crecimiento individual de las plantas previo al período crítico (TCP_{RT}) con el NGP a través de variables del desarrollo reproductivo. Los efectos negativos del estrés hídrico se evidenciaron en el desarrollo de la espiga a lo largo del ciclo, con el consecuente retraso de la floración femenina y el aumento del ASI_{PI} . La emergencia de estigmas dentro de la espiga también se vio afectada por el crecimiento de las plantas, principalmente en los individuos dominados en condiciones de baja oferta de recursos. El análisis de los diferentes tipos de pérdidas del NGP permitió establecer que el principal responsable del bajo número de granos en condiciones de estrés hídrico fue el aborto de ovarios fecundados (Pérdida 3). El mencionado proceso respondió fuertemente a la asignación de asimilados hacia las espiguillas en el Exp. 3. En el Exp. 4, las altas temperaturas experimentadas alrededor de floración enmascararon los efectos de los estreses testeados sobre la fijación de granos. La incidencia del estrés térmico generó variaciones adicionales en la ER_{TCF} que desacoplaron la estrecha relación entre el NGP y la TCF_{PC} . Las caídas en la ER_{TCF} de las plantas dominadas del AX877 creciendo en déficit hídrico en el Exp. 3, no modulada por la asignación de biomasa a las flores, sugiere un efecto directo del estrés sobre el éxito reproductivo.

Capítulo 5

Discusión general e investigaciones futuras

5.1. Discusión general

Al momento de iniciar esta tesis sólo se contaba con información referida a la variabilidad poblacional del crecimiento de las plantas de maíz y su impacto sobre el número de granos por planta (NGP) en condiciones de crecimiento sin restricciones hídrico-nutricionales (Edmeades y Daynard, 1979; Vega y Sadras, 2003; Maddonni y Otegui, 2004; Maddonni y Otegui, 2006; Pagano y Maddonni, 2007). Todos estos trabajos describen incrementos de la variabilidad poblacional de la biomasa y del rendimiento de las plantas en ambientes restringidos por luz (i.e. altas densidades). Solamente los dos últimos mencionados (Maddonni y Otegui, 2004; Pagano y Maddonni, 2007) documentan que el incremento de la variabilidad poblacional del crecimiento de las plantas se establece hacia el inicio de la fase reproductiva (V_7 - V_9) y se sostiene durante el resto del ciclo. Consecuentemente, las diferencias observadas en el NGP entre las plantas de un stand se establecen tempranamente y resultan determinadas por el grado de variabilidad de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) (Maddonni y Otegui, 2004) y de la partición de biomasa hacia la espiga durante este período (Pagano y Maddonni, 2007). Dos tratamientos estratégicos (raleo y sombreo) permitieron demostrar la naturaleza asimétrica de la competencia por luz (Berntson y Wayne, 2000) entre las plantas de un cultivo de maíz (Pagano y Maddonni, 2007). El incremento temprano de la variabilidad poblacional del crecimiento, en respuesta a la alta densidad de siembra, se redujo luego de un raleo (i.e. aumento de la cantidad de radiación interceptada por planta) efectuado en V_9 o como consecuencia de la aplicación de una sombra (i.e. reducción de la cantidad total de radiación incidente) a partir del mismo estado. El origen de la reducción en la variabilidad poblacional en respuesta al raleo obedeció al mayor crecimiento de las plantas más suprimidas del stand (dominadas), mientras que la reducción de la radiación incidente provocada por el sombreo afectó mayormente al crecimiento de las plantas dominantes.

Los resultados comentados describen el patrón temporal y la naturaleza de la competencia por recursos aéreos (i.e. competencia asimétrica) en el cultivo de maíz. Sin embargo la competencia por recursos edáficos (agua y nutrientes) entre individuos de una comunidad vegetal (e.g. pastura o pastizal) ha sido descrita como simétrica (Casper y Jackson, 1997), y al momento de iniciar esta tesis no existía información del patrón temporal de la variabilidad poblacional del crecimiento del cultivo de maíz en ambientes con distinta oferta de recursos edáficos. Por lo tanto, resultaba difícil poder predecir la variabilidad poblacional de este cultivo en ambientes con co-limitación de recursos aéreos y edáficos y el impacto de una mejora de los recursos edáficos (i.e. fertilización y riego) sobre la variabilidad en el crecimiento y el NGP. En base a estas incertidumbres se formularon las siguientes preguntas: *¿Qué efecto tiene un estrés por recursos del suelo (e.g. agua, N) sobre el patrón temporal de la variabilidad poblacional del crecimiento de las plantas de un cultivo de maíz? ¿Cómo es la dinámica de atenuación de su variabilidad poblacional frente a una mejora de recursos edáficos (fertilización o riego)? ¿Existen diferencias genotípicas en estas respuestas frente a la imposición o liberación de determinado estrés?* Para responderlas se seleccionaron dos híbridos simples de maíz caracterizados previamente por su distinto comportamiento al incremento de la densidad de siembra en términos de rendimiento (AX820 tolerante y AX877 intolerante). Los mismos fueron sembrados en combinaciones de (i) distinta oferta de radiación (baja y alta densidad de siembra) y N (sin y con fertilización) sin limitación hídrica (Exp. 1 y Exp. 2), y (ii) distinta oferta de radiación (baja y alta densidad de siembra) y de agua (sin y con riego) sin limitación nutricional (Exp. 3 y Exp. 4). En cada experimento se analizó la evolución temporal de

la variabilidad poblacional de la biomasa aérea de las plantas y se cuantificó la variabilidad de las TCPs en diferentes etapas del ciclo.

Otro aspecto abordado en esta tesis estuvo relacionado con el patrón de respuesta del NGP a la TCP_{PC} para diversos tipos de estreses abióticos (i.e. estrés por luz, agua y N), sintetizado hasta el presente en un modelo único gobernado exclusivamente por las variaciones en TCP_{PC} (Andrade et al., 2002). En el mismo, la relación robusta entre el NGP y la TCP_{PC} fue establecida a partir de valores promedio de ambas variables (i.e. “planta promedio” de cada *stand*), sin considerar la variabilidad poblacional de ambos rasgos. Cuando dicha variabilidad fue considerada, las plantas con bajas TCP_{PC} (i.e. plantas dominadas de altas densidades de siembra) presentaron gran variabilidad en el NGP (Maddonni y Otegui, 2004), debido a la diferente partición de biomasa hacia las espigas durante este período. Es por ello que la predicción del NGP a partir de la variabilidad en la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}) resultó más estrecha que aquella predicha a partir de la TCP_{PC} (Pagano y Maddonni, 2007). Por lo tanto, resultó también de interés poder analizar en esta tesis el impacto de la variabilidad poblacional generada por los estreses abióticos agua y N combinados con el estrés por luz (i.e. densidad) sobre la determinación del NGP. Se postuló que ante la incidencia de cualquier estrés abiótico se podría detectar una reducción del NGP promedio del stand y una mayor variabilidad poblacional de este rasgo debido a:

- (i) una mayor variabilidad del crecimiento de las plantas durante la etapa reproductiva temprana (TCP_{RT}) y durante el período crítico (TCP_{PC}).
- (ii) efectos adicionales de los estreses abióticos sobre la partición de biomasa hacia la espiga durante el período crítico (i.e. menor $TCE_{PC} TCP_{PC}^{-1}$), tal como también fue documentado para el estrés por luz (Pagano y Maddonni, 2007) y por N (D’Andrea et al., 2008).
- (iii) una menor fijación de granos por unidad de TCE_{PC} a bajas TCE_{PC} (i.e. menor eficiencia reproductiva, ER_{TCE}).

Si los efectos de los estreses abióticos sólo se ejercieran a través de lo expuesto en (i), la predicción del NGP a partir de la TCP_{PC} o la TCE_{PC} resultaría indistinta. Por el contrario, efectos combinados del estrés a través de (i) y (ii) se reflejarían en una mejor explicación de la variabilidad del NGP a partir de la TCE_{PC} . La menor eficiencia reproductiva (ER_{TCF}) de las plantas con bajas TCE_{PC} generarían una variabilidad adicional del NGP no explicada por la vía del carbono, sugiriendo efectos directos del estrés hídrico y nitrogenado sobre la morfogénesis de la espiga (i.e. reducción del número de flores completamente desarrolladas por espiga, NFPE; Pérdida 1), la profusión de estigmas por fuera de las chalas (i.e. menor número de estigmas expuestos por espiga, NEEE; Pérdida 2) y/o una menor fijación de granos a partir de ovarios fecundados (i.e. mayor aborto de flores fecundadas; Pérdida 3).

Son pocos los estudios previos a esta tesis sobre la morfogénesis de la espiga de maíz y el impacto de un estrés abiótico. Los primeros (Otegui, 1997; Otegui y Melón, 1997) se realizaron en base a la “planta promedio” del *stand*, sin considerar entonces la gran variabilidad en el crecimiento de las plantas y la fijación de granos en cultivos de maíz creciendo bajo estrés, que fuera documentada una década después (Echarte y Tollenaar, 2006; D’Andrea et al., 2008). Solamente un estudio describe el retraso en la tasa de progreso del desarrollo floral de la espiga en las plantas más suprimidas de un cultivo de maíz en alta densidad de siembra (Pagano et al., 2007). Para esta jerarquía de planta, el bajo NGP estuvo relacionado con el impacto de la menor asignación de asimilados hacia la espiga (cuantificado como tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico, TCF_{PC}) sobre el intervalo antesis- R_1 a nivel de planta individual

(ASI_{PI}) y el NEEE (i.e. Pérdida 2). Esta información no puede extrapolarse a situaciones de estrés por N o por agua ni generalizarse a todos los genotipos de maíz. Primero, ambos estreses podrían ejercer un efecto diferente sobre la variabilidad poblacional del crecimiento, debido a diferencias en el tipo de competencia por recursos según sean estos aéreos o edáficos (Casper y Jackson, 1997; Bernston y Wayne, 2000). En segundo lugar, porque las plantas son capaces de mantener relaciones C/N relativamente estables en sus tejidos reproductivos bajo deficiencias nitrogenadas (D'Andrea et al., 2008), mientras registran fuertes caídas en el potencial agua de los mismos bajo deficiencias hídricas (Westgate y Boyer, 1986). En tercer lugar, porque tales diferencias suponen también controles genéticos diversos (Munaro et al., 2011), que no necesariamente determinarían una valoración única de los genotipos a través de condiciones variables de crecimiento.

Para responder a estos interrogantes, se estudiaron las diferentes fuentes de pérdidas del NGP en las jerarquías extremas de plantas de ambos genotipos, creciendo en combinaciones de disponibilidad de N o agua y radiación. Asimismo se investigó el posible “efecto directo” del N o el agua sobre el NGP no mediado por la asignación de biomasa a las flores de la espiga (i.e. caídas en la ER_{TCF} estimada como $NGP\ TCF_{PC}^{-1}$).

5.2. Avances logrados en el conocimiento

El efecto a campo de una deficiencia hídrica o de N, establecida desde etapas reproductivas tempranas del cultivo, se incrementa a medida que aumenta la demanda de recursos por parte de las plantas. Es por ello que en esta tesis, utilizando técnicas no destructivas (modelos alométricos), se analizó el grado de asociación entre el crecimiento de las plantas en etapas vegetativas, reproductivas tempranas (TCP_{RT}) y durante el período crítico (TCP_{PC}) para la determinación del NGP. Con esta misma técnica, también se pudo cuantificar: (i) la dinámica de atenuación de la variabilidad del crecimiento de las plantas luego de un incremento en la oferta de recursos edáficos (i.e. fertilización, riego), (ii) el impacto de varios estreses abióticos (agua, luz y N) sobre la partición de biomasa hacia la espiga (TCE_{PC} vs. TCP_{PC}), y (iii) el efecto de los mismos estreses sobre el desarrollo reproductivo de las plantas. La utilización de dos híbridos de maíz contrastantes en su estabilidad del rendimiento permitió distinguir diferencias genotípicas en las respuestas analizadas frente a los estreses abióticos combinados.

Los resultados de la presente tesis ponen nuevamente de manifiesto la existencia de variabilidad poblacional del crecimiento del maíz desde etapas vegetativas tempranas (Maddonni y Otegui, 2004; Maddonni y Otegui, 2006; Pagano y Maddonni, 2007). Sin embargo, esta tesis agrega información valiosa acerca de la atenuación de dicha variabilidad a lo largo de las etapas reproductivas tempranas y tardías, especialmente en los cultivos sin limitación de recursos edáficos (i.e. con fertilización nitrogenada, Figura 2.1, y con riego, Figuras 6.5 y 6.6, Anexo). Por lo tanto, el incremento en la oferta hídrico-nutricional produjo un desacople del crecimiento de las plantas entre ambos períodos reproductivos, mientras que en los tratamientos con restricción de recursos edáficos se evidenció una fuerte asociación entre la TCP_{PC} y la TCP_{RT} (Figura 5.1h). Las relaciones entre ambas variables fueron ajustadas para cada conjunto de datos de las combinaciones Densidad \times N (Exp. 1 y Exp. 2) y Densidad \times agua (Exp. 3 y Exp. 4). Los valores similares de las pendientes de estas relaciones indican que los efectos del estrés por agua y por N sobre la TCP_{RT} ejercieron un efecto equivalente sobre la TCP_{PC} . Para similares rangos de TCP_{RT} , los valores menores de las TCP_{PC} en los Exp. 3 y 4 con respecto a las de los Exp. 1 y 2 indicarían un efecto ambiental no controlado durante el período crítico de los cultivos, tales como temperaturas del aire superiores a 33 °C que pudieron determinar episodios de estrés térmico (Cicchino et al., 2010a). El análisis

particular del comportamiento del híbrido intolerante AX877 en lo referente a la menor atenuación de la variabilidad poblacional ante el agregado de N y la estrecha relación TCP_{PC} vs. TCP_{RT} para todo el conjunto de datos de este genotipo (Figura 2.2) revela una naturaleza de tipo simétrica (Casper y Jackson, 1997) en la captura de este nutriente (Mayer et al., 2012). Por el contrario, en el híbrido tolerante AX820, la fertilización al comienzo del período reproductivo temprano produjo una fuerte atenuación de la variabilidad poblacional, desacoplando la relación entre la TCP_{PC} y la TCP_{RT} (Figura 2.2), evidenciando para este híbrido la naturaleza asimétrica de la competencia por el N edáfico (Caviglia y Melchiori, 2011; Mayer et al., 2012). Cuando se evaluó la competencia por agua, la variabilidad del crecimiento del AX877 bajo estrés hídrico resultó superior a la del AX820, especialmente en el Exp. 3; pero en ambos híbridos en los dos experimentos la aplicación del riego determinó una reducción similar de la variabilidad poblacional (Figuras 6.5 y 6.6, Anexo). Estos resultados sugieren una competencia asimétrica por el recurso agua en ambos genotipos. Por lo tanto, *Hipótesis 1* de la tesis no fue rechazada, debido a que las deficiencias de N y de agua incrementaron la variabilidad en el crecimiento de las plantas. Sin embargo, la predicción de esta hipótesis se ha cumplido parcialmente, ya que si bien las mejoras en la oferta de recursos edáficos atenuaron la variabilidad poblacional del crecimiento, el híbrido intolerante no presentó la mayor reducción de esta variabilidad, como sí se había documentado para un híbrido intolerante a la densidad ante una mejora en la oferta de radiación (Pagano y Maddonni, 2007). Estos resultados no permiten dilucidar las bases fisiológicas del distinto comportamiento descrito entre híbridos a la competencia. Sin embargo, los resultados de esta tesis ponen de manifiesto para el genotipo AX877 (i) su mayor intolerancia a los distintos tipos de estreses abióticos analizados (incluso estrés térmico), (ii) la menor posibilidad de reducción de la variabilidad inicial del crecimiento por diversas prácticas culturales que mejoren la oferta del N edáfico, y (iii) el mayor recaudo en evitar una alta variabilidad inicial (e.g. desuniformidades temporales y espaciales; Liu et al., 2004) que se sostenga durante etapas tardías del ciclo.

La falta de efecto de los estreses abióticos por agua y N sobre la partición de biomasa hacia la espiga durante el período crítico (Figura 5.1i) se diferencia de lo hallado por D'Andrea et al. (2008) para N o por Pagano y Maddonni (2007) para el estrés por luz. Ya Echarte y Tollenaar (2006) sugirieron la estabilidad de la partición de la biomasa hacia la espiga en cultivos de maíz bajo estrés hídrico, pero sin cuantificar la relación entre la TCE_{PC} y la TCP_{PC} de plantas individuales como se realizara en esta tesis. En la misma solamente se registraron diferencias genotípicas en la partición bajo condiciones experimentales que determinaron altas TCP_{PC} (Figura 5.1i). Este efecto se sustenta por la leve disminución de la partición del AX820 a medida que disminuye la TCP_{PC} y por la baja partición del AX877 para todo el rango de TCP_{PC} . Por lo tanto, estos resultados rechazan la primera parte de la *Hipótesis 3* y su primera predicción ya que los estreses de agua y N no afectaron la relación $TCE_{PC} TCP_{PC}^{-1}$ en ninguno de los dos genotipos.

Otro hallazgo de esta tesis ha sido establecer la estrecha asociación entre la TCP_{RT} y el desarrollo de la espiga (estimado por el TT al 50 % de flores E), independientemente del origen del estrés (Figura 5.1a). La misma representa una relación entre el crecimiento y el desarrollo nunca antes documentada. La demora del TT al 50 % de flores E en respuesta a una reducción de la TCP_{RT} resultó ligeramente superior en el AX877, siendo este rasgo más afectado por el estrés nitrogenado que por el estrés hídrico en este genotipo. Las diferencias en TT al 50 % de flores E se vieron reflejadas en los TT al inicio de la exposición de estigmas de cada planta (i.e. estado R_1), presentando nuevamente una mayor sensibilidad el AX877 que el AX820 (Figura

5.1b). En general una demora en el TT a R_1 se refleja en un aumento del ASI_{PI} (Figura 5.1c), debido a la mayor sensibilidad del crecimiento de los estigmas con respecto a la liberación de polen ante la incidencia de un estrés abiótico (Hall et al., 1982; D'Andrea et al., 2009). En esta tesis no se registraron diferencias genotípicas en la respuesta del ASI_{PI} al TT a R_1 . Además, las plantas de ambos híbridos exhibieron un mayor ASI_{PI} bajo estrés hídrico que bajo estrés nutricional para similares valores de TT a R_1 .

Si bien el ASI_{PI} se considera un buen predictor de la fijación de granos de un genotipo ante diferentes condiciones ambientales (Bolaños y Edmeades, 1993; D'Andrea et al., 2006), como se constatará para el AX820 (Figura 5.1d), el mismo no fue capaz de reproducir la variabilidad del NGP originada por los diferentes tipos de estreses abióticos en el caso del AX877 (Figura 5.1e). Otros efectos ambientales no controlados en esta tesis, tales como episodios de estrés térmico, parecen haber ocasionado el desacople entre el NGP y el ASI_{PI} . Estos resultados advierten sobre la limitación del ASI_{PI} como rasgo de utilidad para caracterizar el comportamiento de un genotipo al estrés hídrico (Chapman y Edmeades, 1999), ya que en muchos ambientes objetivo del mejoramiento dicha restricción se presenta combinada con una alta probabilidad de ocurrencia de estrés térmico, como el predicho para algunos escenarios productivos del NE Argentino (Maddonni, 2011).

Debido a que los estreses abióticos (hídrico y nitrogenado) afectaron (i) la TCP_{PC} sin modificar la partición de biomasa hacia la espiga (i.e. estrecha relación entre la TCP_{PC} y la TCE_{PC} para cada híbrido; Figura 5.1i), y (ii) levemente el NFPE (i.e. relación única entre TCF_{PC} y TCE_{PC} para todo el conjunto de datos; Figura 5.1j), los efectos de los mismos sobre el ASI_{PI} y la proporción de estigmas emergidos (Pérdida 2) fueron explicados por las TCF_{PC} (Figura 5.1f y g). Estos resultados conjuntamente con los mencionados para el TT al 50 % de flores E, no rechazaron la *Hipótesis 2* de esta tesis, cumpliéndose su predicción ya que la menor TCP_{RT} de las plantas dominadas bajo estrés hídrico o nitrogenado presentaron un mayor TT al 50% de flores E y un menor NEEE, que impactaron finalmente en el NGP. Además complementan la información del trabajo de Borrás et al. (2007) sobre la existencia de un umbral de biomasa de espiga necesario para que una planta emita un estigma (i.e. alcance el estado R_1). Así, el flujo de carbono hacia las estructuras reproductivas (i.e. TCF_{PC}) no sólo estaría modulando el intervalo temporal entre ambas floraciones sino también la exposición de estigmas por fuera de las chalas, con el consecuente impacto sobre el número total de flores que estarían receptivas al polen (Pérdida 2). Sin embargo, para todo el conjunto de datos esta pérdida del número potencial de granos sólo resultó de magnitud considerable (mayor al 20%) en las plantas que exhibieron los menores valores de TCF_{PC} (plantas dominadas de la alta densidad de siembra con déficit hídrico, Figura 5.1g). Para el resto de las plantas se cuantificó que aproximadamente más del 80% del total de flores lograron exponer sus estigmas (Pérdida 2 menor al 20%) para un rango amplio de TCF_{PC} . De esta manera el aborto de ovarios fecundados (Hall et al., 1981), identificado en esta tesis como Pérdida 3, fue el principal determinante del NGP, alcanzando siempre mayores valores que la Pérdida 2 para similares rangos de TCF_{PC} (Figura 5.1g y k). Así, el efecto de los estreses abióticos sobre el aborto de flores fecundadas, resumido en esta tesis con la relación Pérdida 3 vs. TCF_{PC} , estaría relacionado con la dinámica temporal de polinización de las flores de una espiga (Cárcova y Otegui, 2001 y 2007), la cual resultaría más asincrónica ante un estrés hídrico o nitrogenado (Basseti y Westgate, 1993a y b). Consecuentemente, el NGP guardó mayor relación con las fallas registradas en el cuaje de los granos que con aquellas registradas en la polinización de las flores (Otegui et al., 1995). La relación curvilínea ajustada a los datos del NGP en función de la TCF_{PC} para ambos híbridos (Figura 5.2a y b) está basada en el concepto

de “efecto unificado del estrés” sobre el NGP propuesto por Andrade et al. (2002). Sin embargo la relación ajustada en este trabajo extiende el concepto postulado por el mencionado autor, representando la variabilidad de ambos rasgos en las plantas de un canopeo con diferente tipo de estrés. Además, la nueva variable independiente propuesta contempla los posibles efectos genéticos y ambientales (estreses abióticos) sobre la partición de biomasa hacia la espiga (detectado sólo para los genotipos) y sobre la morfogénesis de la espiga (detectado tanto para los genotipos como para el estrés por N y agua). En ambos híbridos en los Exp. 1, 2 y 3, el principal efecto de los estreses abióticos analizados (i.e. luz, agua y N) sobre la fijación de granos estuvo modulado por el crecimiento de las flores durante el período crítico. El menor NGP del Exp. 4 para similares valores de TCF_{PC} (i.e. menores ER_{TCF}) sugiere un efecto directo del estrés térmico sobre la fijación de granos, probablemente asociado a una menor actividad de la enzima invertasa ácida encargada de la descarga de carbono al interior de los ovarios fecundados (Hanft y Jones, 1986; Cheikh y Jones, 1995). Adicionalmente, las menores ER_{TCF} de las plantas dominadas del AX877 creciendo en alta densidad y con estrés nitrogenado (Exp. 1 y 2) o hídrico, pero sin estrés térmico (Exp. 3), sugieren también efectos directos de los estreses sobre la ER_{TCF} (ver datos dentro del círculo de líneas punteadas de la Figura 5.2b). Estos resultados no rechazaron la segunda parte de la *Hipótesis 3* y su segunda predicción, ya que el híbrido intolerante presentó una mayor variabilidad del NGP para bajas TCE_{PC} debido al aborto de flores fecundadas (no rechazo de la *Hipótesis 4*).

Figura 5.1.

Diagrama conceptual describiendo la conexión entre rasgos reproductivos (parte superior del gráfico) y de crecimiento (parte inferior del gráfico) en la determinación del número de granos por planta (NGP) en el cultivo de maíz. Las relaciones entre variables son descritas en cada paso: (a) Tiempo térmico (TT) al 50% de flores completamente desarrolladas (TT 50% Flores E) y la tasa de crecimiento de la planta durante el período reproductivo temprano (TCP_{RT}), (b) TT a R₁ y TT 50% Flores E, (c) intervalo antesis-R₁ a nivel de planta individual (ASI_{PI}) y TT a R₁, (d) NGP y ASI_{PI} para AX820, (e) NGP y ASI_{PI} para AX877, (f) ASI_{PI} y la tasa de crecimiento de las flores durante el período crítico (TCF_{PC}), (g) la Pérdida 2 y TCF_{PC}, (h) la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) y TCP_{RT}, (i) la tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE_{PC}) y TCP_{PC}, (j) TCF_{PC} y TCE_{PC}, (k) Pérdida 3 y TCF_{PC}. Los datos corresponden a los Exp. 1, 2, 3 y 4. Símbolos gris oscuro (fertilizado y regado), símbolos grises (CDH) y vacíos (N₀) corresponden a los tratamientos de agua y N; símbolos pequeños (plantas dominadas) y grandes (plantas dominantes) corresponden a las jerarquías de plantas; cuadrados (D₉) y círculos (D₁₂) son para las densidades de plantas. Cuando se detectaron diferencias significativas entre híbridos ($P \leq 0.05$), las líneas llenas y punteadas representan los ajustes para AX820 y AX877, respectivamente. Cuando se detectaron diferencias entre experimentos, las líneas finas representan los Exp. 1, 2 y 3 y líneas gruesas representan el Exp. 4. La Pérdida 1 representa la disminución del NFPE, la Pérdida 2 representa la proporción del NFPE que no exponen sus estigmas y la Pérdida 3 representa la proporción de estigmas polinizados que no producen granos.

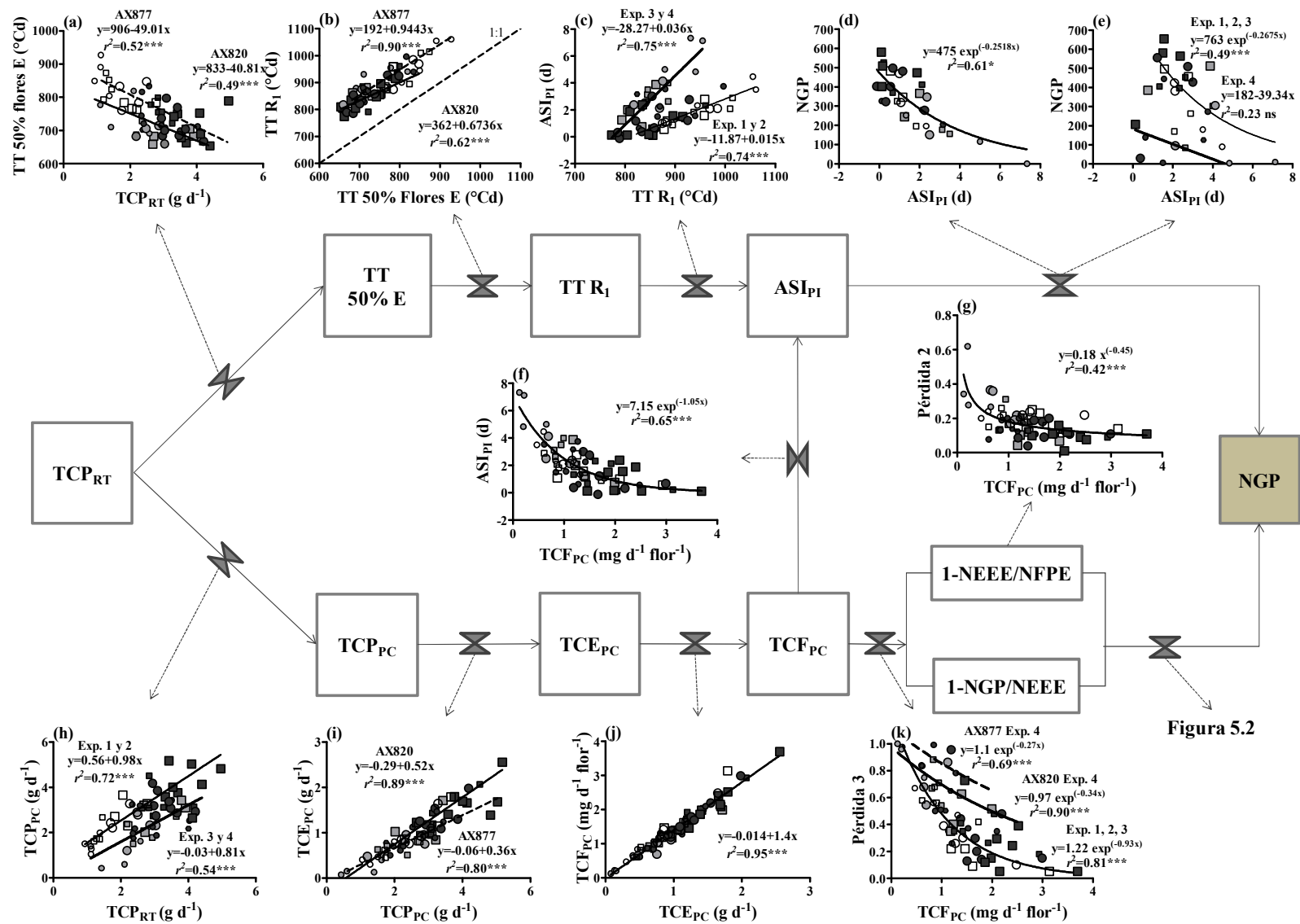
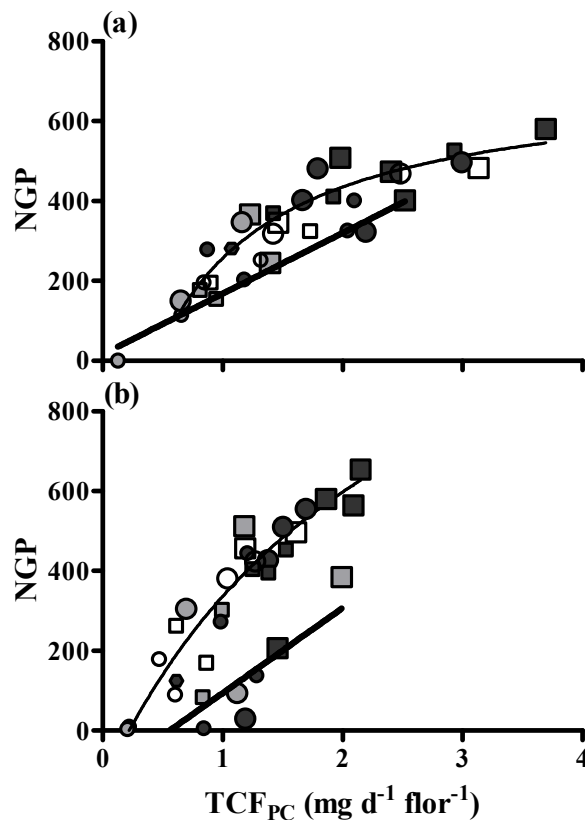


Figura 5.2

Figura 5.2.

Respuesta del número de granos por planta (NGP) a la tasa de crecimiento de la flores durante el período crítico (TCF_{PC}) para el híbrido AX820 (a) y el AX877 (b). Los datos corresponden a los Exp. 1, 2, 3 y 4.



Símbolos como en la Figura 5.1. Las líneas finas y gruesas representan los ajustes para los Exp. 1, 2 y 3 y el Exp. 4, respectivamente. Para AX820 en el Exp. 1, 2 y 3: $y = (713 (x - 0.44)) / (1 + 1.001 (x - 0.44))$, $r^2 = 0.88$, $P < 0.001$. Para AX820 en el Exp. 4: $y = 15.9 + 152 x$, $r^2 = 0.97$, $P < 0.001$. Para AX877 en el Exp. 3: $y = (555 (x - 0.22)) / (1 + 0.37 (x - 0.22))$, $r^2 = 0.88$, $P < 0.001$. Para AX877 en el Exp. 4: $y = -118 + 213 x$, $r^2 = 0.75$, $P < 0.001$. Los puntos dentro del círculo de líneas punteadas señalan las plantas del AX877 en el Exp 3 con caídas en la ER.

5.3. Implicancias para futuras investigaciones

5.3.1. Variabilidad poblacional en la captura de recursos edáficos y en la eficiencia en el uso de los mismos (eficiencia fisiológica)

Desde un enfoque eco-fisiológico centrado en la economía del N y del agua, la biomasa producida por un cultivo depende de la captura de estos recursos y de la eficiencia en el uso de los mismos para la producción de biomasa o de granos (i.e. eficiencia fisiológica). Cualquier efecto de los recursos sobre la partición de biomasa hacia los destinos reproductivos (i.e. índice de cosecha) se verá reflejado en un cambio en la eficiencia fisiológica para producir granos. No existen trabajos que hayan analizado la variabilidad poblacional de la captura de recursos edáficos (e.g. N absorbido por planta) y de la eficiencia en el uso de los mismos (e.g. biomasa total o de

grano por unidad de N absorbido). Este tipo de análisis permitiría conocer la naturaleza de la competencia por un recurso edáfico, desglosándola en términos de la captura del recurso y de la eficiencia en el uso del mismo. La relación entre la cantidad total del recurso absorbido y la producción de biomasa de las plantas resultaría lineal y positiva si la competencia por el recurso entre las plantas de un *stand* fuera simétrica. La pendiente de esta relación sería indicativa de la eficiencia media de uso del recurso. Las plantas ubicadas por debajo de la tendencia general estarían revelando efectos de la competencia sobre la eficiencia de uso del recurso. La inclusión de genotipos caracterizados previamente por el diferente tipo de respuesta de la variabilidad poblacional de la biomasa a la fertilización con N, como los analizados en esta tesis, permitiría explorar los mecanismos subyacentes en la diferente naturaleza de la competencia. Es decir, si la mayor o menor variabilidad poblacional de estos genotipos en términos de biomasa está asociada a la diferente captura de recursos edáficos de los individuos, o a la distinta variabilidad en la eficiencia en el uso del recurso. Estos mecanismos pueden ser analizados en una escala de mayor detalle, como se detalla a continuación.

5.3.2. Bases genéticas y fisiológicas de la variabilidad poblacional en la captura de recursos edáficos

Desde sus bases genéticas, a partir de las líneas parentales contrastantes para los rasgos de interés en los híbridos analizados en esta tesis (e.g. ER, variabilidad poblacional del crecimiento) se podría confeccionar una población de líneas endocriadas recombinantes (RILs), las cuales serían fenotipificadas para los atributos de captura de agua y N, base para la interpretación de su control genético a través del uso de los marcadores moleculares desarrollados por Nidera para su germoplasma (Coque y Gallais, 2007).

Desde las bases fisiológicas, se propone a las respuestas foto-morfogénicas como procesos involucrados en la variabilidad poblacional de la captura de recursos edáficos. Las plantas de maíz son capaces de detectar a sus vecinas desde estados ontogénicos tempranos, a través de cambios en la calidad de la luz (e.g. relación rojo/rojo lejano) reflejada (Ballaré y Scopel, 1997; Ballaré, 1999), modificando su arquitectura (elongación de entrenudos, reorientación espacial de las hojas, modificación de la morfología de las hojas) y habilidad para la captura de luz (Kasperbauer y Karlen, 1994; Maddonni et al., 2002). Es probable que los cambios en la partición de biomasa entre órganos aéreos (tallo) y subterráneos (raíces), también promovidos por la reducción en la relación rojo/rojo lejano (Kasperbauer, 1987), impacten sobre la habilidad competitiva de los individuos para la adquisición de recursos edáficos (Rajcan y Swanton, 2001). Casper y Jackson (1997) sugieren que la competencia por recursos edáficos sería relativamente superior a la competencia por recursos aéreos ya que puede involucrar a más individuos (competencia simétrica por recursos) y pueden existir interacciones raíz-tallo que afecten la competencia total del individuo por los recursos (Lamb et al., 2009). Bajo estos supuestos se propone una línea de investigación que explore el rol de los fitocromos B (PHYB1 y PHYB2), principales responsables de las mencionadas reacciones tempranas de las plantas (Sheehan et al., 2007), en la determinación de los cambios en la variabilidad poblacional de la captura de recursos edáficos y su atenuación ante cambios en la oferta del recurso. Este trabajo es posible debido a que actualmente se cuenta con líneas de maíz *wild type* y sus versiones con mutaciones en ambos fitocromos B. De esta manera se podría poner a prueba la hipótesis subyacente, explorando también si ambos fitocromos resultan redundantes para los rasgos en estudio.

5.3.3. Variabilidad poblacional y respuesta a la fertilización tardía

En una escala de estudio superior se podría analizar el impacto de un atraso en la fertilización sobre la variabilidad poblacional del crecimiento y rendimiento del cultivo de maíz. La fertilización tardía en el cultivo de maíz (aplicación de fertilizantes nitrogenados cerca del inicio del período crítico) ha surgido recientemente como una alternativa para incrementar la eficiencia en el uso del N ($\text{kg grano kg N aplicado}^{-1}$). Esta fertilización, en condiciones hídricas no limitantes, podría dar lugar a una disminución en la variabilidad poblacional del crecimiento de las plantas (Caviglia y Melchiori, 2011), especialmente en genotipos con respuesta de tipo asimétrica en la captura de recursos edáficos (Mayer et al., 2012). La fertilización postergada podría generar una mejora tanto en la tasa de crecimiento promedio de las plantas durante el período crítico como una reducción en su variabilidad, impactando positivamente en la fijación de granos planta. Por otro lado, si además de la mayor fijación de granos, la fertilización postergada generara una mayor duración del área foliar post-floración por retraso en la senescencia foliar, se podría generar un incremento moderado en el peso de los granos por una mayor relación fuente-destino post-floración (Borrás et al., 2004).

5.4. Aplicaciones futuras

La existencia de reacciones diferenciales de las plantas de maíz frente a la fertilización o riego, el condicionamiento del crecimiento de la planta en etapas tempranas sobre el éxito reproductivo y la variabilidad genotípica en estas respuestas genera distintas aplicaciones desde el punto de vista del *mejoramiento genético* y la *modelización*:

Del punto de vista del *mejoramiento*, se podría orientar la selección hacia la búsqueda de materiales con baja variabilidad poblacional. Los resultados de esta tesis sugieren que dicha selección podría realizarse desde etapas muy tempranas. Según este criterio, los materiales seleccionados presentarían menor variabilidad entre plantas en diversos rasgos del desarrollo reproductivo y del crecimiento durante el período crítico, debido a la estrecha relación de estas variables con el crecimiento temprano. Todo ello se traduciría en menores variaciones en el NGP y mayores rendimientos por unidad de área, debido al vínculo entre la variabilidad en el NGP y el rendimiento por hectárea (Tollenaar y Wu, 1999). Adicionalmente, la existencia de un mecanismo único de acción del estrés hídrico y nitrogenado sobre la fijación de granos (a través de la TCF_{PC}) permitirá seleccionar genotipos tolerantes a estreses abióticos (agua y N) a partir de este rasgo.

Desde el punto de vista de la *modelización*, las relaciones funcionales obtenidas en este trabajo (Figura 5.1) podrían ser incluidas en modelos a partir de coeficientes genéticos que, incorporados en algoritmos sencillos, son capaces de simular el crecimiento del cultivo y su respuesta ante cambios en la oferta de recursos. Las actuales versiones de los modelos tipo Ceres (Jones y Kiniry, 1986) no incluyen efectos del crecimiento sobre el desarrollo como las relaciones presentadas en esta tesis ni tampoco son capaces de simular la variabilidad poblacional del crecimiento del cultivo. Poder cuantificar la variabilidad poblacional de distintos rasgos de un cultivo, por ejemplo el área foliar de las plantas y su distribución espacial, resultaría de gran utilidad para simular la variabilidad en la captura de recursos aéreos con modelos arquitecturales de 3D (Pommel y Bonhomme, 1998; Pommel et al., 2001). Similarmente, a partir de patrones de variabilidad poblacional de las relaciones tallo-raíz de un canopeo, se podría predecir cambios en la captura de recursos edáficos.

Anexo

Cuadro 6.1.

Valores medios y ANVA de la biomasa por planta en diferentes estados ontogénicos. Los datos corresponden al promedio de los Exp. 1 y 2.

			Biomasa (g pl ⁻¹)									
Híbrido	Densidad pl m ⁻²	N kg ha ⁻¹	Estados ontogénicos									
			V ₃	V ₄	V ₆	V ₇	V ₈	V ₁₁	V ₁₂	R ₁	R ₂	R ₆
AX820	9	0	0.2	1.1	3.2	9.6	18.9	31.2	45.0	73.2	108.5	146.4
		200	0.4	1.8	5.4	14.8	30.7	53.4	79.0	113.0	167.2	245.4
	12	0	0.3	1.2	3.4	9.7	19.1	29.2	41.4	64.7	97.2	132.2
		200	0.5	2.4	6.4	17.4	32.0	51.3	72.0	100.0	138.4	195.1
AX877	9	0	0.2	1.0	3.0	9.0	19.2	32.5	46.1	85.9	119.3	156.9
		200	0.4	1.9	5.9	16.8	36.0	60.5	93.4	153.5	197.1	276.1
	12	0	0.2	1.0	3.0	8.5	18.3	29.8	41.5	72.5	102.9	125.0
		200	0.4	1.8	5.3	14.9	29.9	49.7	72.0	115.9	154.3	214.0
Nivel de significancia de los efectos principales e interacciones												
Experimento (E)			†									
Nitrógeno (N)						**	**	**	**	**	**	**
Híbrido (H)			†							**	*	
Densidad (D)								*	**	***	***	
E × H										***	*	*
N × H										†		
N × D											†	*
E × N × H							†					

†, *, **, *** representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente para los factores principales e interacciones significativas. Sólo se presentan las interacciones significativas.

Cuadro 6.2.

Valores medios y ANVA del coeficiente de variación (CV) de la biomasa por planta en diferentes estados ontogénicos. Los datos corresponden al promedio de los Exp. 1 y 2.

			CV (%)									
Híbrido	Densidad pl m ⁻²	N	Estados ontogénicos									
			V ₃	V ₄	V ₆	V ₇	V ₈	V ₁₁	V ₁₂	R ₁	R ₂	R ₆
AX820	9	0	35.7	31.0	30.6	30.2	29.3	25.4	27.0	22.2	17.9	26.6
		200	30.8	30.8	28.8	19.1	14.8	16.9	14.6	13.2	13.4	14.7
	12	0	43.1	40.1	40.4	35.7	31.1	29.2	32.3	25.2	20.1	28.5
		200	33.0	31.6	27.5	22.9	22.2	20.2	19.0	16.3	16.7	21.7
AX877	9	0	33.6	38.5	33.9	36.8	33.1	29.8	29.6	30.9	24.4	30.7
		200	33.8	39.5	35.6	30.2	24.8	23.8	25.5	23.7	21.9	25.8
	12	0	42.0	38.4	40.6	38.3	37.0	35.6	36.7	37.6	32.5	39.3
		200	36.9	32.5	32.9	27.6	22.7	19.2	20.1	21.4	17.9	20.5
Nivel de significancia de los efectos principales e interacciones												
Experimento (E)				†	*							
Nitrógeno (N)						*	*	*	*	*	*	*
Híbrido (H)						*	†	†	†	***	***	**
Densidad (D)			*									
E × N				*	*							
E × H			†							**		
E × D			*									
E × N × H												†
N × H × D											*	*

†, *, **, *** representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente para los factores principales e interacciones significativas. Sólo se presentan las interacciones significativas.

Figura 6.1.

Número de flores totales (barras blancas) y flores completamente desarrolladas (barras grises) por hilera en función del tiempo térmico (TT) desde siembra del AX820 en el Exp. 2. Niveles de N: N₂₀₀ (a) y N₀ (c). Densidades de siembra D₉ (b) y D₁₂ (d).

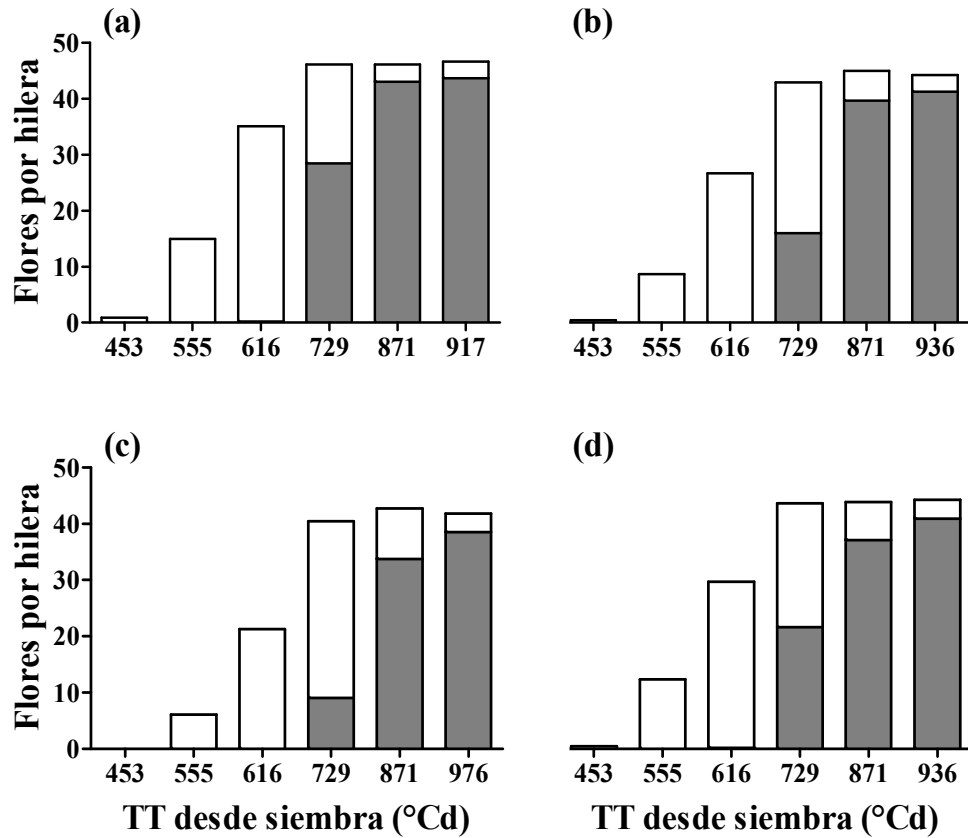
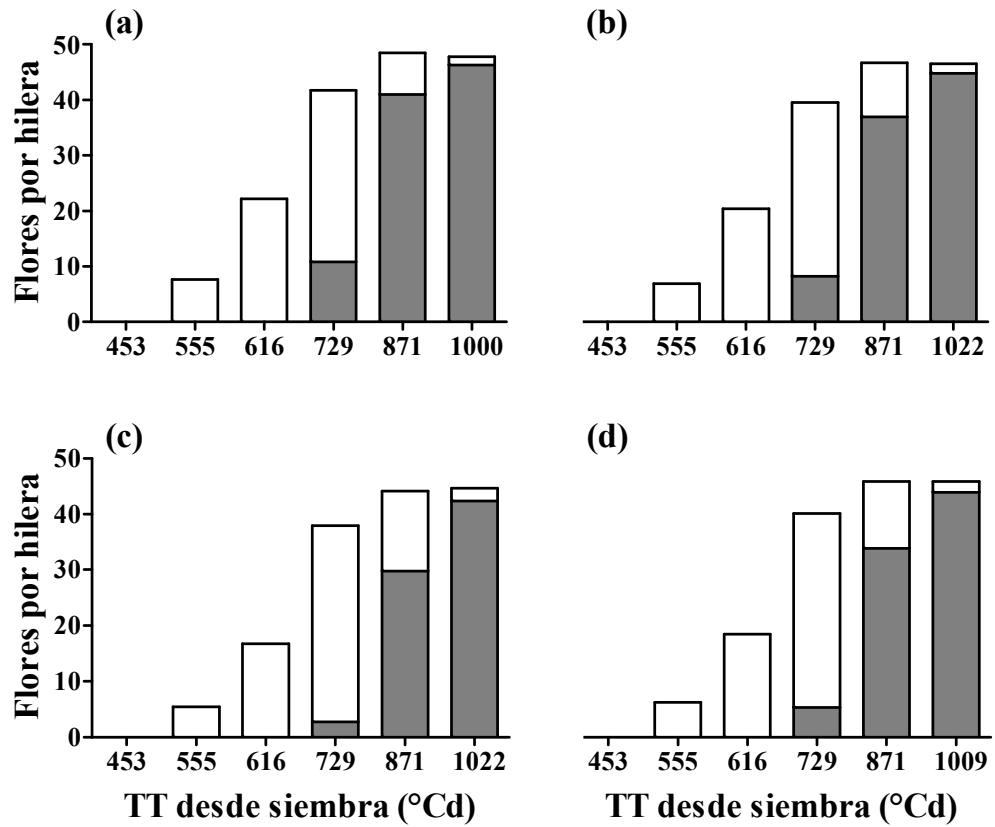


Figura 6.2.

Número de flores totales (barras blancas) y flores completamente desarrolladas (barras grises) por hilera en función del tiempo térmico (TT) desde siembra del AX877 en el Exp. 2. Niveles de N: N₂₀₀ (a) y N₀ (c). Densidades de siembra D₉ (b) y D₁₂ (d).



Cuadro 6.3.

Valores medios y ANVA del número de flores completamente desarrolladas por hilera (E) y número de flores totales por hilera (T) en diferentes estados ontogénicos para plantas dominadas (d) y dominantes (D). Los datos corresponden al Exp. 1.

Híbrido	Densidad pl m ⁻²	N kg ha ⁻¹	Jerarquía	475 °Cd		560°Cd		660°Cd		766°Cd		867°Cd		978°Cd		
				E	T	E	T	E	T	E	T	E	T	E	T	
AX820	9	0	d	0	1	0	4	0	25	12	40	36	42	38	39	
			D	0	2	0	11	0	32	26	47	43	47	44	46	
		200	d	0	1	0	13	0	35	27	47	45	47	44	45	
			D	0	3	0	18	0	39	36	48	45	46	45	45	
	12	0	d	0	0	0	3	0	24	7	37	37	44	39	43	
			D	0	0	0	9	0	30	18	46	43	45	45	48	
		200	d	0	1	0	12	0	36	26	48	43	45	42	42	
			D	0	3	0	22	0	41	34	47	46	47	45	45	
AX877	9	0	d	0	0	0	5	0	16	2	42	26	45	42	45	
			D	0	0	0	6	0	22	17	45	41	47	46	46	
		200	d	0	0	0	7	0	26	23	46	40	48	44	46	
			D	0	1	0	13	0	37	33	48	44	45	48	49	
		12	0	d	0	0	0	5	0	15	1	28	10	42	40	43
	D			0	0	0	6	0	21	7	41	34	47	44	46	
	200		d	0	0	0	8	0	21	4	40	32	45	43	44	
			D	0	2	0	11	0	30	13	45	41	48	47	47	
				Nivel de significancia de efectos principales e interacciones												
		Nitrógeno (N)				*		*		†	**	†	†	*	*	†
	Híbrido (H)						*		*	***	**	***		*	*	
	Densidad (D)									**	**	†				
	Jerarquía (J)				***		**		***	**	***	***	*	***	***	
	H × D										*	†			†	
	D × N														†	
	N × H						†									
	J × N				*						**	†	*			
	J × H				†		†					†				
	J × H × N														†	

†, *, **, *** representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente para los factores principales e interacciones significativas. Sólo se presentan las interacciones significativas.

Cuadro 6.4.

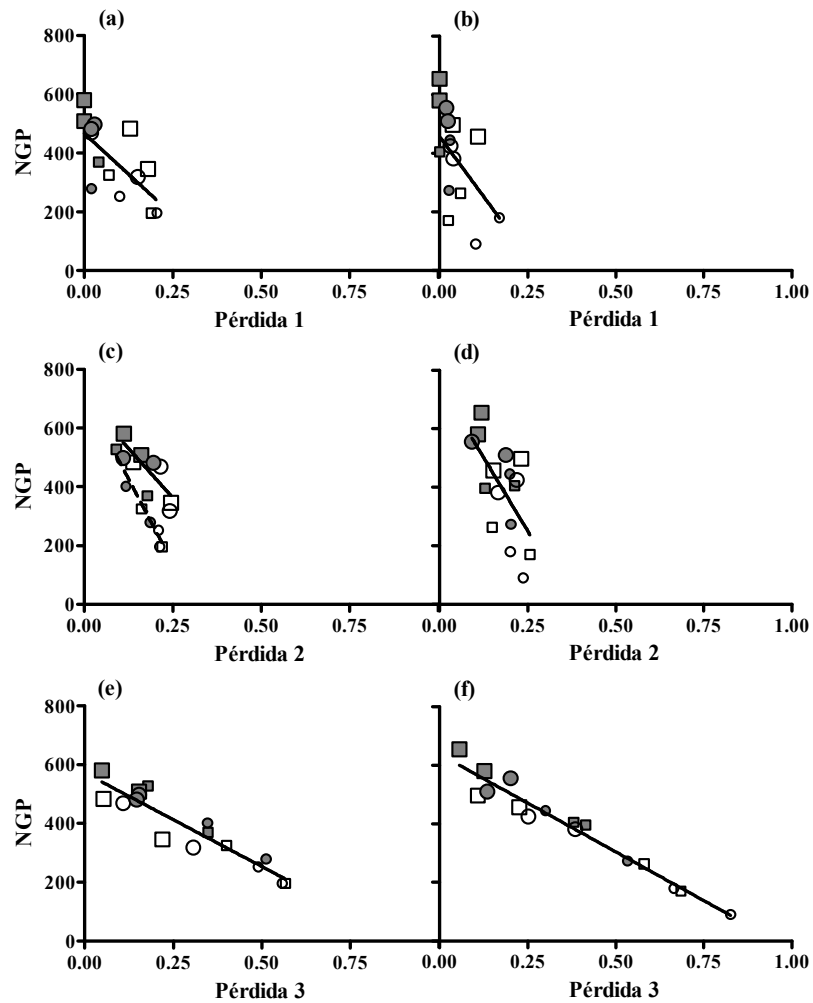
Valores medios y ANVA del número de flores completamente desarrolladas por hilera (E) y número de flores totales por hilera (T) en diferentes estados ontogénicos para plantas dominadas (d) y dominantes (D). Los datos corresponden al Exp. 2.

Híbrido	Densidad pl m ⁻²	N kg ha ⁻¹	Jerarquía	453 °Cd		555°Cd		616°Cd		729°Cd		881°Cd		1036°Cd		
				E	T	E	T	E	T	E	T	E	T	E	T	
AX820	9	0	d	0	0	0	3	0	17	6	37	34	43	36	39	
			D	0	0	0	10	0	28	14	44	38	44	42	45	
		200	d	0	0	0	6	0	29	17	44	42	46	43	46	
			D	0	2	0	16	0	35	30	47	44	46	44	47	
	12	0	d	0	0	0	4	0	11	0	35	24	41	37	41	
			D	0	0	0	10	0	30	17	44	38	43	39	42	
		200	d	0	0	0	11	0	35	29	47	41	46	42	45	
			D	0	2	0	25	0	41	40	48	44	47	46	49	
AX877	9	0	d	0	0	0	4	0	15	0	31	27	45	41	45	
			D	0	0	0	9	0	28	9	44	40	44	44	47	
		200	d	0	0	0	4	0	14	8	36	39	48	46	48	
			D	0	0	0	11	0	24	15	45	42	49	48	48	
	12	0	d	0	0	0	3	0	6	0	28	24	43	39	43	
			D	0	0	0	8	0	15	2	49	28	44	44	45	
		200	d	0	0	0	6	0	21	4	40	41	49	44	47	
			D	0	0	0	9	0	29	16	45	44	49	47	48	
	Nivel de significancia de efectos principales e interacciones															
		Nitrógeno (N)									†		†	*	**	**
		Híbrido (H)			*		*		***	***	***			**	***	**
		Jerarquía (J)			†		***		***	**			*		***	**
	D × N												†			
	N × H			*		†		†	*						†	
	H × D × N							**								
	J × N			†								†				
	J × H			†												
	J × H × N			†												
	J × D × N														†	

†,*,**,*** representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente para los factores principales e interacciones significativas. Sólo se presentan las interacciones significativas.

Figura 6.3.

Número de granos por planta (NGP) en función de la Pérdida 1 (a y b), Pérdida 2 (c y d) y Pérdida 3 (e y f) para los híbridos AX820 (a, c y e) y AX877 (b, d y f). Los datos corresponden a los Exp. 1 y 2. Símbolos grises (N_{200}) y vacíos (N_0) corresponden a los niveles de N; cuadrados (D_9) y círculos (D_{12}) son para las densidades de plantas; símbolos pequeños (plantas dominadas) y grandes (plantas dominantes) corresponden a las jerarquías de plantas. La Pérdida 1 representa la disminución del NFPE, la Pérdida 2 representa la proporción del NFPE que no exponen sus estigmas y la Pérdida 3 representa la proporción de estigmas polinizados que no producen granos.



Para AX820 en (a): $NGP = 467 - 1106 \text{ Pérdida } 1$, $r^2 = 0.51$, $P < 0.01$; para AX877 en (b): $NGP = 457 - 1639 \text{ Pérdida } 1$, $r^2 = 0.30$, $P < 0.05$; para AX820 plantas dominantes (línea llena) en (c): $NGP = 699 - 1340 \text{ Pérdida } 2$, $r^2 = 0.72$, $P < 0.001$; para AX820 plantas dominadas (línea punteada) en (c): $NGP = 715 - 2298 \text{ Pérdida } 2$, $r^2 = 0.90$, $P < 0.001$; para AX877 en (d): $NGP = 753 - 2010 \text{ Pérdida } 2$, $r^2 = 0.39$, $P < 0.001$; para AX820 en (e): $NGP = 572 - 637 \text{ Pérdida } 3$, $r^2 = 0.87$, $P < 0.001$; para AX877 en (f): $NGP = 638 - 666 \text{ Pérdida } 3$, $r^2 = 0.95$, $P < 0.001$.

Cuadro 6.5.

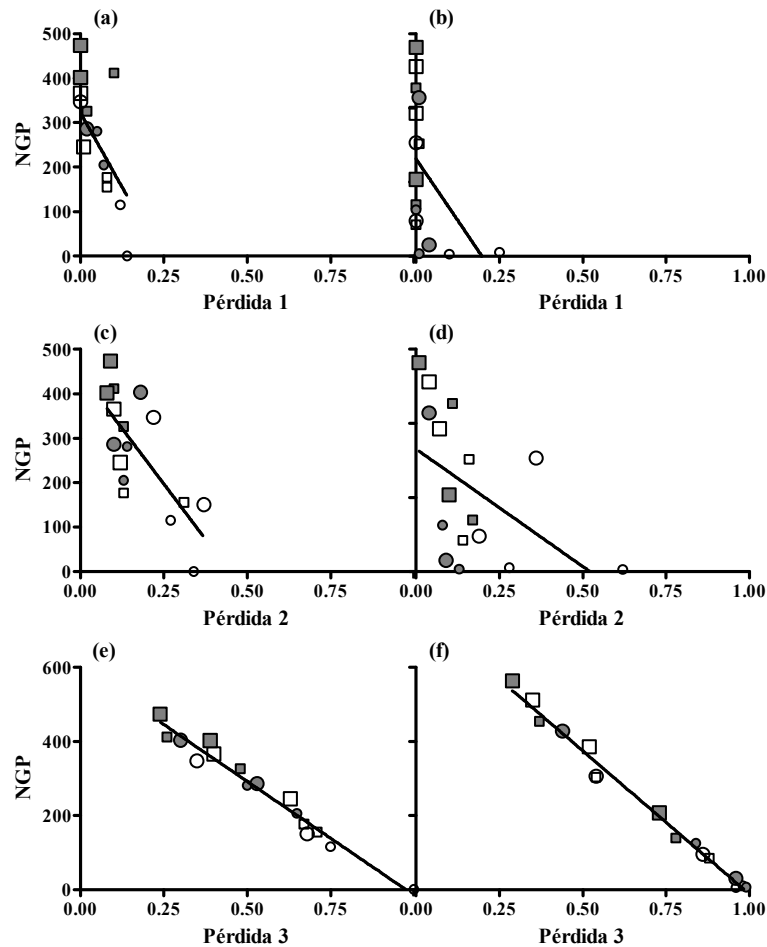
Valores medios y ANVA de las fuentes de pérdidas del número de granos por planta (%) y eficiencia reproductiva (ER_{TCF} , $NGP\ TCF_{PC}^{-1}$) para plantas dominadas (d) y dominantes (D). La Pérdida 1 representa la disminución del NFPE, la Pérdida 2 representa la proporción del NFPE que no exponen sus estigmas y la Pérdida 3 representa la proporción de estigmas polinizados que no producen granos.

Híbrido	Densidad pl m ⁻²	N kg ha ⁻¹	Jerarquía	Exp. 1				Exp. 2				
				Pérdida 1	Pérdida 2	Pérdida 3	ER _{TCF}	Pérdida 1	Pérdida 2	Pérdida 3	ER _{TCF}	
AX820	9	0	d	7	16	42	188	19	22	56	217	
			D	13	14	5	154	18	25	22	237	
		200	d	-3	9	18	180	4	18	35	261	
			D	0	11	5	157	0	16	15	257	
	12	0	d	10	21	47	192	21	21	56	234	
			D	2	22	10	189	15	24	30	224	
		200	d	-1	12	35	192	2	19	50	319	
			D	3	11	15	166	2	20	14	269	
AX877	9	0	d	6	15	58	429	3	26	68	198	
			D	11	15	22	384	4	23	9	309	
		200	d	0	21	35	325	-5	13	41	288	
			D	0	12	5	304	0	11	12	312	
	12	0	d	17	20	67	385	10	24	84	151	
			D	4	17	39	367	3	22	26	334	
		200	d	3	20	26	370	3	20	51	278	
			D	2	9	20	328	2	19	13	340	
	Nivel de significancia de efectos principales e interacciones											
		Nitrógeno (N)			*	**			*			*
		Híbrido (H)					**	***	**			
		Densidad (D)					*				*	
	Jerarquía (J)					***				***	**	
	D × N								†			
	N × H					†		*				
	J × N					*				*	*	
	J × H									*	***	
	J × H × N									†		

†, *, **, *** representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente para los factores principales e interacciones significativas. Sólo se presentan las interacciones significativas.

Figura 6.4.

Número de granos por planta (NGP) en función de la Pérdida 1 (a y b), Pérdida 2 (c y d) y Pérdida 3 (e y f) para los híbridos AX820 (a, c y e) y AX877 (b, d y f). Los datos corresponden a los Exp. 3 y 4. Símbolos llenos (SDH) y vacíos (CDH) corresponden a los niveles de Condición hídrica; cuadrados (D_9) y círculos (D_{12}) son para las densidades de plantas; símbolos pequeños (plantas dominadas) y grandes (plantas dominantes) corresponden a las jerarquías de plantas. La Pérdida 1 representa la disminución del NFPE, la Pérdida 2 representa la proporción del NFPE que no exponen sus estigmas y la Pérdida 3 representa la proporción de estigmas polinizados que no producen granos.



Para AX820 en (a): $NGP = 322 - 1338 \text{ Pérdida } 1$, $r^2 = 0.32$, $P < 0.05$; para AX877 en (b): $NGP = 263 - 1331 \text{ Pérdida } 1$, $r^2 = 0.20$, ns; para AX820 en (c): $NGP = 446 - 996 \text{ Pérdida } 2$, $r^2 = 0.54$, $P < 0.01$; para AX877 en (d): $NGP = 331 - 635 \text{ Pérdida } 2$, $r^2 = 0.25$, ns; para AX820 en (e): $NGP = 599 - 614 \text{ Pérdida } 3$, $r^2 = 0.97$, $P < 0.001$; para AX877 en (f): $NGP = 762 - 774 \text{ Pérdida } 3$, $r^2 = 0.99$, $P < 0.001$.

Cuadro 6.6.

Valores medios y ANVA de la eficiencia reproductiva (ER_{TCF} , $NGP\ TCF_{PC}^{-1}$) e intervalo antesis- R_1 a nivel de planta individual (ASI_{PI}) para plantas dominadas (d) y dominantes (D). $^{\dagger}, *, **, ***$ representan $P < 0.10$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, y $P < 0.001$, respectivamente para los factores principales e interacciones significativas.

Experimento	Híbrido	Densidad pl m ⁻²	Condición Hídrica	Jerarquía	ER _{TCF} granos d mg ⁻¹	ASI _{PI} d
Exp. 3	AX820	9	CDH	d	231	3
				D	298	2
			SDH	d	216	2
				D	198	2
		12	CDH	d	172	5
				D	300	2
			SDH	d	262	2
				D	246	0
	AX877	9	CDH	d	313	4
				D	435	4
			SDH	d	297	3
				D	270	2
		12	CDH	d	48	7
				D	474	4
			SDH	d	202	4
				D	309	3
Exp. 4	AX820	9	CDH	d	140	4
				D	164	1
			SDH	d	158	0
				D	161	0
		12	CDH	d	0	7
				D	232	3
			SDH	d	173	4
				D	122	0
	AX877	9	CDH	d	110	3
				D	209	1
			SDH	d	83	1
				D	116	0
		12	CDH	d	20	5
				D	86	2
			SDH	d	7	2
				D	24	0
Nivel de significancia de efectos principales e interacciones						
Experimento (E)					*	†
Condición hídrica (CH)						*
Densidad (D)					*	**
CH × D						*
E × H					*	*
D × H					†	
Jerarquía (J)					***	***
E × J					*	*
CH × J					***	**
D × J					***	***
H × J					**	*
E × CH × J					†	
E × D × J					*	
E × H × J					**	
CH × D × J					**	
D × H × J						†
E × CH × H × J					**	
E × D × H × J					***	
E × CH × D × H × J					*	

Figura 6.5.

Evolución de la biomasa de la planta (a y b) y del coeficiente de variación (CV) de la biomasa de la planta (c y d) de los híbridos AX820 (a y c) y AX877 (b y d) creciendo en D_{12} durante el Exp. 3. Símbolos vacíos y grises corresponden a CDH y SDH, respectivamente. Los estados ontogénicos del cultivo son detallados debajo de cada figura.

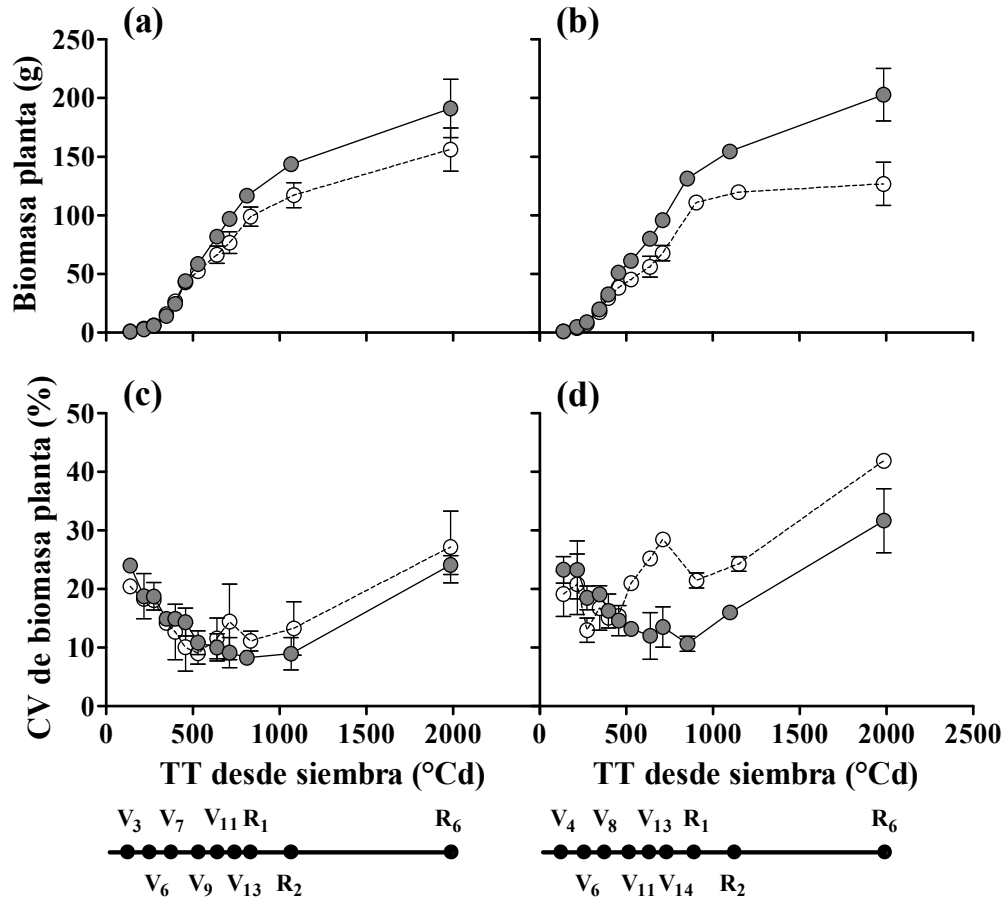
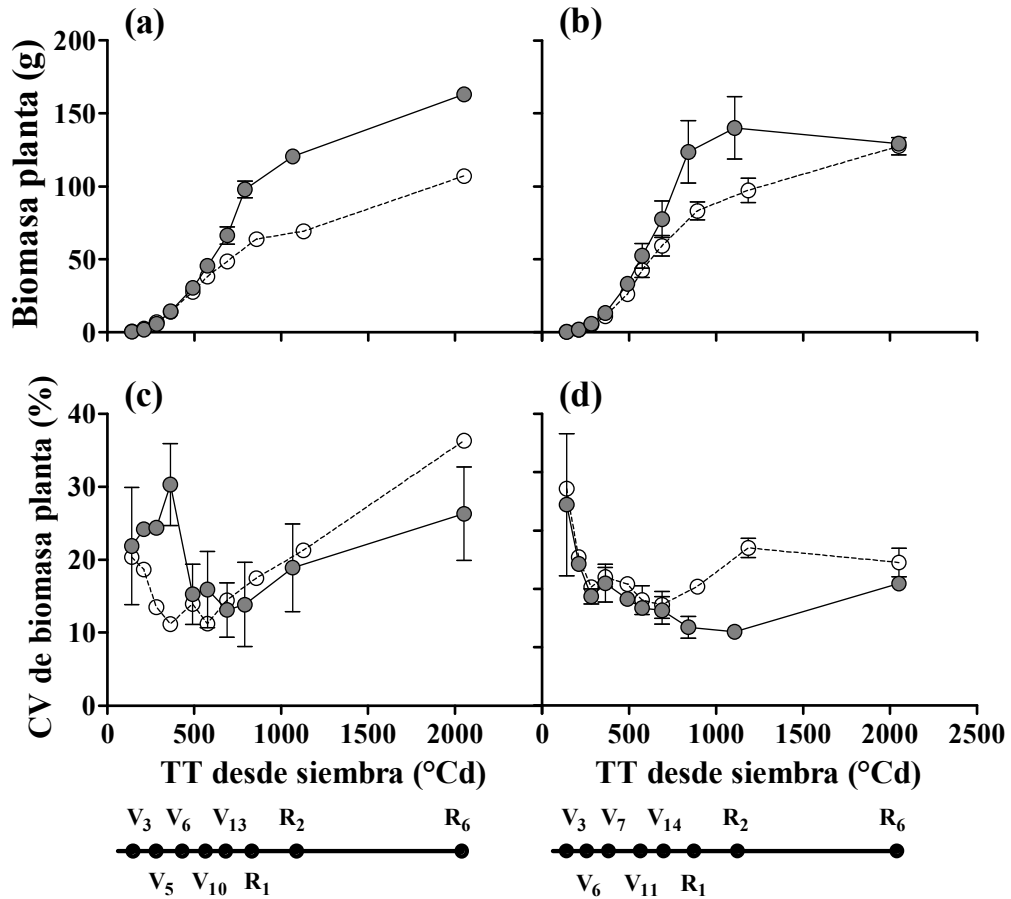


Figura 6.6.

Evolución de la biomasa de la planta (a y b) y del coeficiente de variación (CV) de la biomasa de la planta (c y d) de los híbridos AX820 (a y c) y AX877 (b y d) creciendo en D_{12} durante el Exp. 4. Símbolos vacíos y grises corresponden a CDH y SDH, respectivamente. Los estados ontogénicos del cultivo son detallados debajo de cada figura.



BIBLIOGRAFÍA

- Andrade, F.H., Echarte, L., Rizzalli, R., Della Maggiora, A., Casanovas, M., 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Sci.* 42, 1173-1179.
- Andrade, F.H., Vega, C.R.C., Uhart, S., Cirilo, A., Cantarero, M., Valentinuz, O., 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Sci.* 39, 453-459.
- Ballaré, C.L., 1999. Keeping up with the neighbours: Phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends Plant Sci.* 4, 97-102.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L., 1997. Phytochrome signalling in plant canopies: testing its population-level implications with photoreceptor mutants of *Arabidopsis*. *Funct Ecology* 11, 441-450.
- Bangerth, F., 1989. Dominance among fruits/sinks and the search for a correlative signal. *Physiol. Plant.* 76, 608-614.
- Bänziger, M., Laffite, H.R., 1997. Efficiency of secondary traits for improving maize for low-nitrogen target environments. *Crop Sci.* 37, 1110-1117.
- Barnabás, B., Jäger, K., Fehér, A., 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell Environ.* 31, 11-38.
- Bassetti, P., Westgate, M.E., 1993a. Emergence, elongation, and senescence of maize silks. *Crop Sci.* 33, 271-275.
- Bassetti, P., Westgate, M.E., 1993b. Senescence and receptivity of maize silks. *Crop Sci.* 33, 275-278.
- Bassetti, P., Westgate, M.E., 1993c. Water deficit affects receptivity of maize silks. *Crop Sci.* 33, 279-282.
- Below, F.E., Cazzetta, J.O., Seebauer, J.R., 2000. Carbon/nitrogen interactions during ear and kernel development of maize. p. 15–24. In: M. Westgate and K. Boote (Ed.) *Physiology and modeling kernel set in maize*. CSSA Spec. Publ. 29. CSSA, Madison, WI.
- Berntson, G.M., Wayne, P.M., 2000. Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations. *Ecology*. Vol. 81, No 4, pp. 1072-1085.
- Bolaños, J., Edmeades, G.O., 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behavior. *Field Crops Res.* 31, 253-268.
- Boomsma, C.R., Santini, J.B., Tollenaar, M., Vyn, T.J., 2009. Maize morphophysiological responses to intense crowding and low Nitrogen availability: an analysis and review. *Agron. J.* 101, 1426-1452.
- Borrás, L., Astini, J.P., Westgate, M.E., Severini, A.D., 2009. Modeling Anthesis to Silking in Maize Using a Plant Biomass Framework. *Crop Sci.* 49, 937-948.
- Borrás, L., Otegui, M.E., Slafer, G.A., 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86, 131-146.

- Borrás, L., Westgate, M.E., Astini, J.P., Echarte, L. 2007. Coupling time to silking with plant growth rate in maize. *Field Crops Res.* 102, 73-85.
- Boyle, M.G., Boyer, J.S., Morgan, P.W., 1991. Stem infusion of liquid culture medium prevents reproductive failure of maize at low water potential. *Crop Sci.* 31, 1246-1252.
- Cárcova, J., Otegui, M.E., 2001. Ear temperature and pollination timing effect on maize kernel set. *Crop Sci.*, 41, 1809-1815.
- Cárcova, J., Otegui, M.E., 2007. Ovary growth and maize kernel set. *Crop Sci.* 47, 1104-1110.
- Cárcova, J., Uribe Larrea, M., Borrás, L., Otegui, M.E., Westgate, M.E., 2000. Synchronous pollination within and between ears improves kernel set in maize. *Crop Sci.* 40, 1056-1061.
- Casper, B.B., Jackson, R.B., 1997. Plant competition underground. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28, 545-570.
- Caviglia, O.P., Melchiori, R.J.M., 2011. Contribution of contrasting plant hierarchies to the response to N fertilizer in maize. *Field Crops Res.* 122, 131-139.
- Cela, S., Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2006. Evolución temporal del índice de partición de biomasa a la espiga de jerarquías extremas de plantas en maíz. XXVI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. Chascomús. pp. 119.
- Chapman, S., Edmeades, G.O., 1999. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations. II. Direct and correlated responses among secondary traits. *Crop Sci.* 39, 1315-1324.
- Charles-Edwards, D.A., 1984. On the ordered development of plants. 1. An hypothesis. *Ann. Bot.*, London 53, 699-707.
- Cheik, N., Jones, R.J., 1995. Heat stress effects on sink activity in developing maize kernels grown in vitro. *Physiol. Plant* 95, 59-66.
- Cicchino, M., Rattalino Edreira, J.I., Otegui, M.E., 2010a. Heat stress during late vegetative growth of maize: Effects on phenology and assessment of optimum temperature. *Crop Sci.* 50, 1431-1437.
- Cicchino, M., Rattalino Edreira, J.I., Uribe Larrea, M., Otegui, M.E., 2010b. Heat stress in field grown maize: response of physiological determinants of grain yield. *Crop Sci.* 50, 1438-1448.
- Cirilo, A.G., Andrade, F.H., 1994. Sowing date and maize productivity. I. Crop growth and dry matter partitioning. *Crop Sci.* 34, 1039-1043.
- Coque, M., Gallais, A., 2007. Genetic Variation for Nitrogen Remobilization and Postsilking Nitrogen Uptake in Maize Recombinant Inbred Lines: Heritabilities and Correlations among Traits. *Crop Sci.* 47, 5, 1787-1796.
- D'Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo, A.G., Eyherabide, G., 2009. Ecophysiological traits in maize hybrids and their parental inbred lines: Phenotyping of responses to contrasting nitrogen supply levels. *Field Crops Res.* 114, 147-158.

- D'Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo, A.G., Eyherabide, G., 2006. Genotypic variability in morphological and physiological traits among maize inbred lines. Nitrogen responses. *Crop Sci.* 46, 1266-1276.
- D'Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo, G.A., 2008. Kernel Number Determination Differs among Maize Hybrids in Response to Nitrogen. *Field Crops Res.* 105, 228-239.
- Daynard, T.B., Muldoon, J.F., 1983. Plant-to-plant variability of maize plants grown at different densities. *Can. J. Plant Sci.* 63, 45-59.
- Ding, L., Wang, K.J., Jiang, G.M., Biswas, D.K., Xu, H., Li, L.F., Li, Y.H., 2005. Effects of nitrogen deficiency on photosynthetic traits of maize hybrids released in different years. *Ann. Bot. (London)* 96, 925-930.
- Donald, C.M., Hamblin, J., 1976. The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Adv. Agron.*, 28, 361-405.
- Dow, E.W., Daynard, T.B., Muldoon, J.F., Major, D.J., Thurtell, G.W., 1984. Resistance to drought and density stress in Canadian and European maize (*Zea mays* L.) hybrids. *Can. J. Plant. Sci.* 64, 575-585.
- Eastin, J.A., 1970. C-14 labelled photosynthate export from fully expanded corn (*Zea mays* L.) leaf blades. *Crop Sci.* 10, 415-418.
- Echarte L. and Tollenaar, M., 2006. Kernel set in maize hybrids and inbred lines exposed to stress. *Crop Sci.* 46, 870-878.
- Echarte, L., Andrade, F.H., Vega, C.R.C., Tollenaar, M., 2004. Kernel Number Determination in Argentinean Maize Hybrids Released between 1965 and 1993. *Crop Sci.* 44, 1654-1661.
- Echarte, L., Luque, S., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Cirilo, A.G., Otegui, M.E., Vega, C.R.C., 2000. Response of maize kernel number to plant density in Argentinean hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Res.* 68, 1-8.
- Edmeades, G.O., Bolaños, J., Hernández, M., Bello, S., 1993. Causes for silk delay in a lowland tropical maize population. *Crop Sci.* 33, 1029-1035.
- Edmeades, G.O., Daynard, T.B., 1979. The development of plant-to-plant variability in maize at different planting densities. *Can. J. Plant Sci.* 59, 561-576.
- Fischer, K.S., Palmer, F.E., 1984. Tropical maize. In: Goldsworthy, P.R., Fischer, N.M. (Ed.), *The physiology of tropical field crops*. John Wiley & Sons, Chichester, England. pp. 213-248.
- Gallo, K.P., Daughtry, C.S.T., Wiegand, C.L., 1993. Errors in measuring absorbed radiation and computing crop radiation use efficiency. *Agron. J.* 85, 1222-1228.
- Gambín, B.L., Borrás, L., Otegui, M.E., 2008. Kernel weight dependence upon plant growth at different grain-filling stages in maize and sorghum. *Aust. J. of Agric. Res.* 59, 280-290.
- Ganeshaiah, K.N., Uma Shaanker, R., 1992. Frequency distribution of seed number per fruit in plants: a consequence of the self-organizing process? *Curr. Sci.* 62, 359-365.

- Gifford, R.M., Thorne, J.H., Hitz, W.D., Giaquinta, R.T., 1984. Crop productivity and photoassimilate partitioning. *Science* 225, 801-808.
- Hall A.J., Rebella C.M., Ghera C.M., Cullot Ph., 1992. Field-Crop Systems of the Pampas. In: Pearson CJ (Ed) *Ecosystems of the world. Field Crops Ecosystems*. Elsevier Scientific, Amsterdam. pp. 413-450
- Hall, A.J., Ginzo, H.D., Lemcoff, J.H., Soriano, A., 1980. Influence of drought during pollen shedding on flowering, growth and yield of maize. *J. Agron. Crop Sci.* 149, 287-298.
- Hall, A.J., Lemcoff, J.H., Trápani, N., 1981. Water stress before and during flowering in maize and its effects on yields, its components, and their determinants. *Maydica* 26, 19-38.
- Hall, A.J., Vilella, F., Trapani, N., Chimenti, C., 1982. The effects of water stress and genotype on the dynamics of pollen shedding in maize. *Field Crops Res.* 5, 349–363.
- Hanft, J.M., Jones, R.J., 1986. Kernel abortion in maize. I. Carbohydrate concentration patterns and acid invertase activity on maize kernels induced to abort in vitro. *Plant Physiol* 81, 503-510.
- Hay, R.K.M., 1995. Harvest index: a review of its use in plant breeding and crop physiology. *Ann. Appl. Biol.* 126, 197-216.
- Herrero, M.P., Johnson, R.R., 1981. Drought stress and its effects on maize reproductive systems. *Crop Sci.* 21, 105-110.
- Jacobs, B.C., Pearson, C.J., 1991. Potential yield of maize, determined by rates of growth and development of ears. *Field Crops Res.* 27, 281-298.
- Jandel TBLCURVE, 1992. TableCurve 3.0. Curve Fitting Software. Jandel Scientific, Corte Madera, CA.
- Jones, C.A., Kiniry, J.R., 1986. CERES-Maize: a simulation model of maize growth and development . Texas A&M Univ. Press, College Station, TX.
- Kasperbauer, M., 1987. Far-red light reflection from green leaves and effects on phytochrome-mediated assimilate partitioning under field conditions. *Plant Physiol.* 85, 350-354.
- Kasperbauer, M.J., Karlen, D.L., 1994. Plant spacing and reflected far-red light effects on phytochrome-regulated photosynthate allocation in con seedlings. *Crop Sci.* 34, 1564-1569.
- Kiniry, J.R., Knievel, D.P., 1995. Response of maize seed number to solar radiation intercepted soon after anthesis. *Agron. J.* 87, 228-234.
- Kira, T., Ogawa, H., Shinozaki, K., 1953. Intraspecific competition among higher plants. 1- Competition density yield interrelationships in regulary dispersed populations. *Journal of the Institue of Polytech. Osaka City University* 4, 1-16.
- Lamb, E.G., Kembel, S.W., Cahill, K.F., 2009. Shoot, but not root, competition reduces community diversity in experimental mesocosms. *J. Ecol.* 97, 155-163.
- Lemcoff, J.H., Loomis, R.S., 1986. Nitrogen influences on yield determination in maize. *Crop Sci.* 26, 1017-1022.

- Liu, W., Tollenaar, M., Stewart, G., Deen, W., 2004. Response of corn grain yield to spatial and temporal variability in emergence. *Crop Sci.* 44, 847-854.
- Lizaso, J.I., Ritchie, J.T., 1997. Maize shoot and root response to root zone saturation during vegetative growth. *Agron. J.* 89, 125-134.
- Lizaso, J.I., Westgate, M.E., Batchelor, W.D., Fonseca, A., 2003. Predicting potential kernel set in maize from simple flowering characteristics. *Crop Sci.* 43, 892-903.
- Lobell, D.B., Schlenker, W., Costa-Roberts, J., 2011. Climate trends and global crop production since 1980. *Science* 333, 616-620.
- Loomis, R.S., Connor, D.J., 1992. *Crop Ecology. Productivity and management in agricultural systems.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Luque, S.F., Cirilo, A.G., Otegui, M.E., 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Res.* 95, 383-397.
- Maddonni, G. A., 2011. Analysis of the climatic constraints to maize production in the current agricultural region of Argentina, a probabilistic approach. *Theoretical and Applied Climatology* (DOI 10.1007 s00704-011-0478-9).
- Maddonni, G.A., Cárcova, J., Iglesias Pérez, M.E., Ghera, C.M., 1999. Maize flowering dynamic in soils with contrasting agricultural history. *Maydica* 44, 0-7.
- Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2004. Intra-specific competition in maize: early-determined hierarchies among plants affect final kernel set. *Field Crops Res.* 85, 1-13.
- Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2006. Intra-specific competition in maize: Contribution of extreme plant hierarchies to grain yield, grain yield components and kernel composition. *Field Crops Res.* 97, 155-166.
- Maddonni, G.A., Otegui, M.E., Andrieu, B., Chelle, M., Casal, J., 2002. Maize leaves turn away from neighbors. *Plant Physiol.* 130, 1181-1189.
- Maddonni, G.A., Otegui, M.E., Cirilo, A.G., 2001. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize architecture and light attenuation. *Field Crops Res.* 71, 183-193.
- Mayer, L.I., Rossini, M.A., Maddonni, G.A., 2012. Inter-plant variation of grain yield components and kernel composition of maize crops grown under contrasting nitrogen supply. *Field Crops Res.* 125, 98-108.
- McCullough, D.E., Aguilera, A., Tollenaar, M., 1994a. N uptake, N partitioning and photosynthetic N use efficiency of an old and new maize hybrid. *Can J. Plant Sci.* 74, 479-484.
- McCullough, D.E., Girardin, P., Mihajlovic, M., Aguilera, A., Tollenaar, M., 1994b. Influence of N supply on development and dry matter accumulation of an old and a new maize hybrid. *Can. J. Plant Sci.* 74, 471-477.
- Mitchell J.C., Petolino J.F., 1988. Heat stress effects on isolated reproductive organs of maize. *Plant Physiol.* 133, 625-628.
- Monneveux, P., Zaidi, P.H., Sanchez, C., 2005. Population density and low nitrogen affects yield-associated traits in tropical maize. *Crop Sci.* 45, 535-545.

- Munaro, E.M., Eyhétabide, G.H., D'Andrea, K.E., Cirilo, A.G., Otegui, M.E., 2011. Heterosis \times environment interaction in maize: Wath drives heterosis for grain yield? *Field Crops Res.* 124, 441-449.
- Neter J., Kutner, M.H., Wasserman, W., Nachtsheim, C.J., 1996. *Applied linear regression models*. McGraw-Hill/Irwin. New York.
- Otegui, M.E., 1997. Kernel set and flower synchrony within the ear of maize. II - Plant population effects. *Crop Sci.* 37, 448-455.
- Otegui, M.E., Andrade, F.H., 2000. New relationships between light interception, ear growth, and kernel set in maize. *Crop Science Society of America and American Society of Agronomy. Physiology and Modeling Kernel set in Maize.Rd.*, Madison, WI 53711, USA. CSSA Special Publication no. 29.
- Otegui, M.E., Andrade, F.H., Suero, E.E., 1995. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *Field Crops Res.* 40, 87-94.
- Otegui, M.E., Bonhomme, R., 1998. Grain yield components in maize I Ear growth and kernel set. *Field Crops Res.* 56, 247-256.
- Otegui, M.E., Melón, S., 1997. Kernel set and flower synchrony within the ear of maize. I. Sowing date effects. *Crop Sci.* 37, 441-447.
- Pagano, E., Maddonni, G.A., 2007. Intra-specific competition in maize: early established hierarchies differ in plant growth and biomass partitioning to the ear around silking. *Field Crops Res.* 101, 306-320.
- Pagano, E.; Cela, S.; Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2007. Intra-specific competition in maize: ear development, flowering dynamics and kernel set of early-established plant hierarchies. *Field Crops Res.* 102, 198-209.
- Pommel, B., 1990. Influence du poids de la semence et de la profondeur de semis sur la croissance et le développement de la plantule de maïs. *Agronomie* 10, 699-708.
- Pommel, B., Bonhomme, R., 1998. Variations in the vegetative and reproductive systems in individual plants of an heterogeneous maize crop. *Europ. J. Agron.* 8, 39-49.
- Pommel, B., Sohbi, Y., Andrieu, B., 2001. Use of virtual 3D maize canopies to asses the effect of plot heterogeneity on radiation interception. *Agric. And For. Met.* 110, 55-67.
- Rajcan, I., Swanton, C.J., 2001. Understanding maize-weed competition: resource competition, light quality and the whole plant. *Field Crops Res.* 71, 139-150.
- Rattalino Edreira, J.I., Budakli Carpici, E., Sammarro, D., Otegui, M.E., 2011. Kernel set of temperate and tropical maize hybrids exposed to heat stress around flowering. *Field Crops Res.* 123, 62-73.
- Reed, A.J., Singletary, G.W., 1989. Roles of carbohydrate supply and phytohormones in maize kernel abortion. *Plant Physiol.* 91, 986-992.
- Ritchie, J.T., Alagarwamy, G., 2003. Model concepts to express genetic differences in maize yield components. *Agron. J.* 95, 4-9.

- Ritchie, J.T., NeSmith, D.S., 1991. Temperature and crop development. In: Hanks, J., Ritchie, J.T. (Ed.), *Modelling Plant and Soil Systems*, Agronomy Series 31. American Society of Agriculture, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Madison, WI, pp. 5–29.
- Ritchie, S.W., Hanway, J.J., 1982. How a corn plant develops. Iowa State Univ. Special Report 48.
- Sangoi, L., Gracietti, M.A., Rampazzo, C., Bianchetti, P., 2002. Response of Brazilian maize hybrids from different eras to changes in plant density. *Field Crops Res.* 79, 39-51.
- Satorre, E.H., Snaydon, R.W., 1992. A comparison of root and shoot competition between spring cereals and *Avena fatua* L. *Weed Res.* 32, 45-55.
- Schooper, J.B., Lambert, R.J., Vasilas, B.L., 1986. Maize pollen viability and ear receptivity under water and high temperature stress. *Crop Sci.* 26, 5, 1029-1033.
- Schooper, J.B., Lambert, R.J., Vasilas, B.L., Westgate, M.E., 1987. Plant factors controlling seed set in maize. *Plant Physiol.* 83, 121-125.
- Schussler, J.R., Westgate, M.E., 1991a. Maize kernel set at low water potential: I. Sensitivity to reduced assimilates during early kernel growth. *Crop Sci.* 31, 1189-1195.
- Schussler, J.R., Westgate, M.E., 1991b. Maize kernel set at low water potential: II. sensitivity to reduced assimilates at pollination. *Crop Sci.* 31, 1196-1203.
- Schussler, J.R., Westgate, M.E., 1994. Assimilate flux determines kernel set at low water potential in maize. *Crop Sci.* 35, 1074-1080.
- Sheehan, M., Kenedy, L.M., Costich, D.E., Brutnell, T. 2007. Sub-functionalization of PhyB1 and PhyB2 in the control of seedling and mature plants traits in maize. *The Plant J.* 49, 338-353.
- Sinclair, T.R., 1998. Historical changes in harvest index and crop nitrogen accumulation. *Crop Sci.*, 38, 638-643.
- Smith, H., 1986. The perception of light quality. In: R.E. Kendrick and R.H.M. Kronenberg (Ed.). *Photomorphogenesis in plants*. Martinus Nijhoff, Dordrecht., pp 187-217.
- Tollenaar, M., 1989. Genetic improvement in grain yield of commercial maize hybrids grown in Ontario from 1959 to 1980. *Crop Sci.* 29, 1365-1371.
- Tollenaar, M., Dwyer, L.M., Stewart, D.W., 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Sci.* 32, 432-438.
- Tollenaar, M., Dwyer, L.M., Stewart, D.W., Ma, B.L. 2000. Physiological parameters associated with differences in kernel set among maize hybrids. p. 115–130. In M.E. Westgate and K.J. Boote (Ed.) *Physiology and modeling kernel set in maize*. CSSA Spec. Publ. 29. CSSA and ASA, Madison, WI.
- Tollenaar, M., Wu, J., 1999. Yield Improvement in Temperate Maize is Attributable to Greater Stress Tolerance. *Crop Sci.* 39, 1597-1604.

- Uhart, S.A., Andrade, F.H., 1995a. Nitrogen deficiency in maize. I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Sci.* 35, 1376-1383.
- Uhart, S.A., Andrade, F.H., 1995b. Nitrogen deficiency in maize. II. Carbon-Nitrogen interaction effects on kernel number and grain yield. *Crop Sci.* 35, 1384-1389.
- Uribeharrea, M., Cárcova, J., Otegui, M.E., Westgate, M.E., 2002. Pollen production, pollination dynamics, and kernel set in maize. *Crop Sci.* 42, 1910-1919.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., 2001a. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Res.* 72, 163-175.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Uhart, S.A., Valentinuz, O.R., 2001b. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower, and maize. *Crop Sci.* 41, 748-754.
- Vega, C.R.C., Sadras, V.O., 2003. Size-dependent growth and the development of inequality in maize, sunflower and soybean. *Ann. Bot.* 91, 1-11.
- Wahid, A., Gelani, S. Ashraf, M., Foolad, M.R., 2007. Heat tolerance in plants: An overview. *Environ. Exp. Bot.* 61, 199-223.
- Westgate, M.E., Boyer, J.S., 1986. Reproduction at low silk and pollen water potentials in maize. *Crop Sci.* 26, 951-956.
- Zinselmeier, C., Lauer, M.J., Boyer, J.S., 1995. Reversing drought-induced losses in grain yield: Sucrose maintains embryo growth. *Crop Sci.* 35, 1390-1400.